



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Departamento de Pesquerías y Biología Marina

Taxocenosis de poliquetos asociados al recurso “hacha” y su evaluación bajo el efecto de *Distaplia stylifera* en la laguna de La Paz, Baja California Sur, México

TESIS

Que para obtener el grado de:

Maestra en Ciencias Marinas

Presenta:

Maria Fernanda Cardona Gutiérrez



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14
REP 2017

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de siendo las horas del día del mes de del se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: para examinar la tesis titulada:

| | | | | | |
|-------------------|---------|-------------------|-----------|-------------|----------------|
| Apellido Paterno: | CARDONA | Apellido Materno: | GUTIÉRREZ | Nombre (s): | MARÍA FERNANDA |
|-------------------|---------|-------------------|-----------|-------------|----------------|

Número de registro:

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 12 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE** **INSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

El % de similitud se localiza principalmente en la metodología en la sección donde se describe el área de estudio, y los autores que se consultaron para tal descripción están adecuadamente referidos, es decir, se hace la citación de cada una de las fuentes originales.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

DR. JOSE MANUEL BORGES SOUZA
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. ENRIQUE HIPARCO NAVA SÁNCHEZ
Nombre completo y firma

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA
Nombre completo y firma

DR. JESÚS ÁNGEL DE LEÓN GONZÁLEZ
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ ROSENBERG
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 24 del mes de Mayo del año 2021

El (la) que suscribe BIÓL. MARÍA FERANDA CARDONA GUTIÉRREZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B190499 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA Y DR. JESÚS ÁNGEL DE LEÓN GONZÁLEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

“Taxocenosis de poliquetos asociados al recurso “hacha” y su evaluación bajo el efecto de *Distaplia stylifera* en la laguna de La Paz, Baja California Sur, México”

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mariafercardona91@gmail.com - jborges@ipn.mx -

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Maria Fdo. Cardona G.

BIÓL. MARÍA FERNANDA CARDONA GUTIÉRREZ

Nombre y firma del alumno



2021-05-06_Tesis_CardonaGutiérrez_MariaFernanda.pdf

May 7, 2021

12615 palabras/69749 caracteres

Mario Alberto Castillo Soria

2021-05-06_Tesis_CardonaGutiérrez_MariaFernanda.pdf

Resumen de fuentes

12%

SIMILITUD GENERAL

| | | |
|----|--|-----|
| 1 | repositoriodigital.ipn.mx INTERNET | 1% |
| 2 | C. Quiñonez -Velázquez, J. R. López -Olmos, C. I. Pérez -Quiñones. "SURVIVAL OF JUVENILE WHITE MULLET <i>Mugil curema </i>(MU... CROSSREF | <1% |
| 3 | www.repositoriodigital.ipn.mx INTERNET | <1% |
| 4 | archive.org INTERNET | <1% |
| 5 | hdl.handle.net INTERNET | <1% |
| 6 | tesis.ipn.mx INTERNET | <1% |
| 7 | idegeo.centrogeo.org.mx INTERNET | <1% |
| 8 | www.researchgate.net INTERNET | <1% |
| 9 | www.ejournal.unam.mx INTERNET | <1% |
| 10 | www.redalyc.org INTERNET | <1% |
| 11 | www.yumpu.com INTERNET | <1% |
| 12 | www.biblioteca.cicimar.ipn.mx INTERNET | <1% |
| 13 | docplayer.es INTERNET | <1% |
| 14 | www.mncn.csic.es INTERNET | <1% |
| 15 | cienciasmarinas.com.mx INTERNET | <1% |
| 16 | www.oceandocs.org INTERNET | <1% |

Agradecimientos

Agradezco al Proyecto Transdisciplinario IPN-SIP 2042 “Evaluación ecológica de los callos de hacha (*Atrina maura*, *Atrina tuberculosa* y *Pinna rugosa*) en Ensenada de La Paz, México, llevado a cabo en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por apoyar financieramente esta investigación. Así mismo, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (BEIFI-PIFI) por los apoyos financieros tanto para el proyecto como para este estudio en particular.

Finalmente agradezco a mis directores el Doctor José Manuel Borges Souza y el Doctor Jesús Ángel de León González y miembros del Comité evaluador, la Doctora Sylvia Patricia Jiménez, la Doctora Maria Dinorah Herrero y los Doctores Víctor Cruz Escalona y Enrique H. Nava por sus asesorías y comentarios respecto a este estudio.

Índice

| | |
|------------------------------------|----|
| Índice de tablas | 7 |
| Índice de figuras..... | 8 |
| Resumen | 10 |
| Abstract | 11 |
| Introducción..... | 12 |
| Hipótesis..... | 15 |
| Objetivos..... | 16 |
| <i>Objetivo general</i> | 16 |
| <i>Objetivos específicos</i> | 16 |
| Metodología..... | 16 |
| <i>Área de estudio</i> | 16 |
| <i>Método de campo</i> | 18 |
| <i>Análisis de datos</i> | 20 |
| Resultados | 22 |
| Discusión | 32 |
| Conclusiones | 40 |
| Referencias | 41 |

Índice de Tablas

Tabla 1. Abundancia total de poliquetos y su respectiva proporción respecto a: A) Zona de muestreo, B) Presencia/Ausencia (CD/SD) de *D. stylifera* y, C) Interacción de los factores evaluados.

Tabla 2. Listado y abundancia de las especies de poliquetos asociados a las hachas en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin el tunicado *D. stylifera* (CD, SD) en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Tabla 3. Especies de poliquetos y sus respectivas abundancias exclusivas para: A) solo una interacción de los factores evaluados, B) presencia del tunicado *D. stylifera*.

Tabla 4. A) Análisis de devianza y B) prueba de comparación múltiple de Fisher con corrección de Bonferroni, para la abundancia y riqueza totales de los gusanos poliquetos asociados al sustrato hacha en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin presencia del tunicado *D. stylifera*, durante un periodo de muestreo de 6 semanas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Las probabilidades estadísticamente significativas se resaltan en gris.

Tabla 5. Análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) de la composición de especies de poliquetos asociados al recurso hacha en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin presencia del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Las probabilidades estadísticamente significativas se resaltan en gris.

Índice de Figuras

Figura 1. Ubicación de la laguna Ensenada de La Paz, Baja California Sur México.

Figura 2. Ubicación de las zonas de muestreo y posición de las hachas recolectadas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Figura 3. Curva de acumulación de las especies de poliquetos asociados a las valvas de las hachas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Para cada una de las hachas se presenta un boxplot donde se muestran la media y el rango de variación de especies obtenidas según la cantidad de unidades experimentales (hachas) muestreadas.

Figura 4. Abundancia total (A) y riqueza total (B) de la taxocenosis de poliquetos asociados al sustrato hacha recolectados en dos zonas (Z1 y Z2) en presencia y ausencia (CD y SD) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Figura 5. Diagrama de Escalamiento Multidimensional No Métrico (nMDS) donde se muestra el ordenamiento espacial de las hachas según la abundancia de poliquetos asociados respecto a la presencia (polígono verde) y ausencia (polígono azul) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. (Stress = 0.19).

Figura 6. Agrupamiento jerárquico de las hachas según la abundancia de poliquetos asociados respecto a la presencia (cuadros verdes) y ausencia (cuadros azules) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Figura 7. Porcentaje de contribución promedio de las diferentes especies a la disimilitud (índice de Bray-Curtis) en la composición de poliquetos asociados al sustrato hacha respecto a la presencia y ausencia del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. * Especies que contribuyeron significativamente a las diferencias.

Figura 8. Riqueza asociada a las diferentes jerarquías taxonómicas a las que pertenecen las especies de poliquetos asociados al sustrato hacha en presencia y ausencia (CD y SD) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Resumen

Los poliquetos ocupan una amplia variedad de hábitats y su asentamiento en un sustrato está determinado, entre otros factores, por la composición de especies presentes. Entre los diferentes grupos de invertebrados asociados a las valvas del molusco comercial “hacha” en Baja California Sur, se han observado poliquetos. Además, en los últimos años, estos moluscos, han servido de sustrato para el tunicado invasor *Distaplia stylifera*, que presenta características que podrían favorecer la llegada y permanencia de poliquetos en el sustrato. La presencia de poliquetos sobre moluscos puede generar perturbaciones e incluso causar la muerte a su hospedero. Lo anterior soporta la importancia de conocer la taxocenosis de poliquetos asociados a las hachas. Para identificar esta taxocenosis y evaluar si presenta variaciones espaciales, así como por la presencia del tunicado se realizaron muestreos semanales, entre septiembre y octubre de 2019, en 2 zonas dentro de la laguna Ensenada de La Paz, donde se recolectó un total de 12 hachas por zona: 6 con y 6 sin *D. stylifera*. Los poliquetos asociados a las hachas fueron retirados para su identificación. Se recolectaron 1754 gusanos, pertenecientes a 28 especies y 18 familias. La riqueza, abundancia y composición de poliquetos no varió entre zonas, resultado que se atribuye principalmente a la que las zonas de estudio presentan condiciones ambientales similares (*e.g.*, temperatura, profundidad). Por otro lado, el factor *D. stylifera* sí presentó un efecto sobre la abundancia ($p=1.05E-10$), riqueza ($p=5.14E-10$), y composición de poliquetos ($p=9.99E-05$), sin embargo, los grupos que se forman son poco distinguibles. Lo anterior, permite concluir que la presencia de *D. stylifera* genera diferencias en la heterogeneidad del sustrato, favoreciendo su diversidad. Además, algunas especies de poliquetos podrían ser simbiontes principalmente de *D. stylifera* y no de las hachas.

Abstract

Polychaetes occupy a wide variety of habitats and their settlement in a substrate is determined, among other factors, by the composition of the species present. Among the different groups of invertebrates associated with the valves of the commercial mollusk “hacha” in Baja California Sur, polychaetes have been observed. Furthermore, in recent years, these mollusks have served as a substrate for the invasive tunicate *Distaplia stylifera*, which has characteristics that could favor the arrival and permanence of polychaetes in the substrate. The presence of polychaetes on mollusks can cause disturbances and even cause death to their host. The above supports the importance of knowing the taxocenosis of polychaetes associated with hachas. To identify this taxocenosis and evaluate whether it presents spatial variations, as well as the presence of the tunicate, weekly samplings were carried out in 2 areas, between September and October 2019, within the La Paz lagoon, where a total of 12 hachas were collected per area: 6 with and 6 without *D stylifera*. The polychaetes associated with the hachas were removed for identification. 1754 worms were collected, belonging to 28 species and 18 families. The richness, abundance and composition of polychaetes did not vary between zones, a result that is mainly attributed to the fact that the study zones present similar environmental conditions (*e.g.*, temperatura, salinity). On the other hand, the factor *D. stylifera* did present an effect on abundance ($p = 1.05E-10$), richness ($p = 5.14E-10$), and composition of polychaetes ($p = 9.99E-05$), however, the groups that are formed are hardly distinguishable. This allows us to conclude that the presence of *D. stylifera* generates differences in the heterogeneity of the substrate, favoring its diversity. In addition, some species of polychaetes could be symbionts mainly of *D. stylifera* and not of hachas.

Introducción

La clase Polychaeta es la más numerosa del phylum Annelida y agrupa alrededor de 12700 especies en aproximadamente 1000 géneros y 80 familias (Díaz-Díaz *et al.*, 2017; Tovar-Hernández *et al.*, 2013, 2018). Los poliquetos representan a uno de los grupos más importantes de la macrofauna de invertebrados marinos, tanto en riqueza como en abundancia (Blake, 1994; Hutchings, 1998; Hernández-Alcántara *et al.*, 2003; Díaz-Castañeda *et al.*, 2005; Giangrande *et al.*, 2005; Díaz-Díaz *et al.*, 2017; Tovar-Hernández *et al.*, 2019). Así mismo, los gusanos poliquetos juegan un papel importante en el funcionamiento de las comunidades bentónicas y en el flujo de energía al reciclar materia orgánica depositada (Giangrande *et al.*, 2005; Díaz-Díaz *et al.*, 2017), y en las tramas tróficas al ser tanto depredadores como presas de macroinvertebrados y peces (Díaz-Castañeda *et al.*, 2005). Presentan diversas estrategias alimentarias: omnívoros, herbívoros, carnívoros y detritívoros (Giangrande *et al.*, 2005; Díaz-Díaz *et al.*, 2017) y habitan en todas las latitudes y diversos ambientes, desde la zona intermareal hasta grandes profundidades, con algunas especies circumtropicales o verdaderos cosmopolitas (Day, 1973; Fauchald, 1977; Hutchings, 1998; Díaz-Castañeda *et al.*, 2005; Giangrande *et al.*, 2005; Díaz-Díaz *et al.*, 2017; Tovar-Hernández *et al.*, 2018).

También están presentes en una amplia variedad de ecosistemas marinos, desde fondos blandos hasta duros, entre los que se incluyen rocas y sustratos calcáreos, los cuáles utilizan como sustrato de fijación para protegerse y para alimentarse a través de las corrientes marinas (Blake, 1969; Hutchings, 1998; Giangrande *et al.*, 2005; Diez *et al.*, 2011; Hutchings, 2011; Alvarado *et al.*, 2017). En este sentido, factores como el tipo de sedimento, contenido de materia orgánica, disponibilidad de alimento y composición de especies presentes determinan la presencia de poliquetos sobre un sustrato dado (Hutchings, 1998; Díaz-Castañeda & Harris, 2004; Giangrande *et al.*, 2005; Hutchings, 2011; Tovar-Hernández *et al.*, 2013); la selección del sustrato se lleva a cabo principalmente durante la etapa larval, por lo tanto, la composición de la comunidad de gusanos poliquetos observados en un tiempo y espacio dado, es un reflejo de la disponibilidad de larvas en el momento de colonización de sustratos disponibles (Hutchings, 1986, 1998).

Se ha descrito que muchas especies de poliquetos viven en asociación con más de 569 especies de invertebrados, tales como moluscos, esponjas y equinodermos (Blake, 1994; Hernández *et al.*, 2001). Estos gusanos parecen tener una preferencia por especies con características fisiológicas y/o morfológicas que les brinden protección y les sirvan de sustrato (Martin & Britayev, 2004). Los poliquetos pueden vivir dentro o sobre el sustrato al que están asociados; los que viven en superficies duras se asocian con más frecuencia a rocas y conchas (Blake, 1994). Por ejemplo, las conchas de moluscos bivalvos son conocidas por proveer refugio a gran variedad de organismos, incluyendo a los poliquetos (Sato-Okoshi, 2000; Diez *et al.*, 2011; Simon & Sato-Okoshi, 2015; Díaz-Díaz *et al.*, 2017). Los moluscos de la familia Pinnidae son un ejemplo de esto, pues se ha reportado que proveen protección para muchas especies móviles y un sustrato duro para el asentamiento de especies sésiles (Moreno *et al.*, 2006; Munguia, 2006; Escamilla-Montes *et al.*, 2017). La familia Pinnidae está representada en las costas del Golfo de California por las especies *Atrina maura* (hacha china), *A. tuberculosa* (hacha larga) y *Pinna rugosa* (hacha botijona). Estas especies son cultivadas para el aprovechamiento de su músculo abductor, constituyéndose en un importante recurso pesquero en mercados nacionales e internacionales (Ahumada-Sempoal *et al.*, 2002; Basurto, 2006, 2008; Angel-Pérez *et al.*, 2007; Maeda-Martínez, 2008; Góngora-Gómez *et al.*, 2011; Escamilla-Montes *et al.*, 2017; Palacios-Abrantes *et al.*, 2018).

Desde el año 2015, Ramírez Luna, (2018a, b) reportó la presencia del tunicado *Distaplia stylifera* (clase Ascidiacea) sobre las valvas de las hachas en la laguna Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Este tunicado, originario del Mar Rojo, se caracteriza por ser colonial, se alimenta por filtración y presenta forma lobular o de hongo (Monniot & Monniot, 1984; Cole & Lambert, 2009). Las colonias maduras pueden llegar a medir hasta 9.5 cm de longitud y 6.5 cm de ancho y suelen formar densas agregaciones (Ramírez Luna, 2018a, b). *D. stylifera* ha sido reportada como una especie rara para el Atlántico, pero en la laguna Ensenada de La Paz se ha catalogado como especie invasora y ha generado una disminución en las poblaciones de las hachas (Ramírez Luna, 2018a, b). La presencia de *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz parece ser el resultado de embarcaciones visitantes, dado que la bahía La Paz cuenta con puertos y marinas que presentan tráfico de embarcaciones de todas partes del mundo y gran variedad de actividades marítimas comerciales, turísticas y pesqueras (Ramírez Luna, 2018a; Tovar-Hernández *et al.*, 2014, 2019).

Al asentarse sobre las valvas de las hachas, *D. stylifera* incrementa el área superficial de sustrato disponible y, potencialmente, la diversidad de invertebrados asociados (Ramírez Luna, 2018a), por lo que podría favorecer la riqueza y abundancia de poliquetos asociados a las hachas, lo que a su vez representa una amenaza potencial para la industria pesquera de moluscos (Ramírez Luna, 2018a). Lo anterior es debido a que se ha reportado que los poliquetos generan bioperturbaciones en los moluscos, especialmente al competir por alimento, impedir la circulación adecuada del agua hacia el hospedero o asentarse sobre las valvas, evitando que el molusco se alimente y desarrolle adecuadamente (Perera *et al.*, 1990; Hutchings, 1998; Boscolo & Giovanardi, 2002; Moreno *et al.*, 2006; Delgado-Blas, 2008; Diez *et al.*, 2011). Entre los poliquetos que se asientan sobre sustratos calcáreos, se encuentran diversas familias (e.g., Spionidae, Cirratullidae, Capitellidae, Eunicidae, Dorvilleidae, Lumbrineridae, Terebellidae y Sabellidae) y se dividen en dos grupos: oportunistas y perforadores verdaderos (Blake, 1969; Hutchings, 1986; Sato-Okoshi & Okoshi, 2000; Hernández-Alcántara *et al.*, 2003; Diez *et al.*, 2011; Simon & Sato-Okoshi, 2015; Alvarado *et al.*, 2017).

Los poliquetos oportunistas son aquellos que no perforan, pero utilizan madrigueras libres para habitar dentro o sobre el sustrato (Sato-Okoshi, 2000; Hutchings, 2011; Cardona-Gutiérrez & Londoño-Cruz, 2020). Por su parte, los perforadores verdaderos (e.g., familias Cirratulidae, Dorvilleidae, Eunicidae, Lumbrineridae, Spionidae y Sabellidae) son aquellos que pueden fragmentar y remover el sustrato calcáreo, lo que significa que pueden perforar las conchas de los moluscos a través de procesos físicos, químicos o una combinación de ambos (Blake, 1969; Sato-Okoshi, 2000; Diez *et al.*, 2011; Hutchings, 2011; Simon & Sato-Okoshi, 2015; Alvarado *et al.*, 2017; Tovar-Hernández *et al.*, 2018). Como resultado, las conchas se debilitan, reduciendo su valor comercial y dejando al organismo susceptible a ser depredado o a sufrir enfermedades por infecciones que según su severidad podrían causarle la muerte (Blake, 1994; Boscolo & Giovanardi, 2002; Delgado-Blas, 2008; Simon & Sato-Okoshi, 2015). El nivel del daño que los poliquetos puedan generar depende de la especie y la intensidad de la infestación (Diez *et al.*, 2011; Simon & Sato-Okoshi, 2015). Por lo general, bajas infestaciones no generan daños serios sobre el molusco (Diez *et al.*, 2011).

A pesar del conocimiento de la existencia de poliquetos asociados a las valvas de moluscos, en México existen pocos estudios sobre los impactos de estos gusanos sobre la producción de bivalvos (Tovar-Hernández *et al.*, 2018). Ahora bien, específicamente para las hachas, los estudios relacionados con estos moluscos se han enfocado en la biología pesquera, el valor económico del producto en el mercado, planes de manejo y gestión del recurso y en la evaluación para su producción sostenible (Basurto, 2006, 2008; Góngora-Gómez *et al.*, 2011; Palacios-Abrantes *et al.*, 2018). Así mismo, se han realizado estudios de la variabilidad de la abundancia y estructura poblacional, sobre su ciclo reproductivo y tasas de crecimiento (Aguilar, 1964; Arizpe-Covarrubias & Félix, 1986; Soria, 1989; Angel-Pérez, 2000; Ahumada-Sempoal *et al.*, 2002; Angel-Pérez *et al.*, 2007; Gómez Valdez, 2019). Existen estudios sobre el efecto que tienen en sus poblaciones las prácticas de pesca, sobreexplotación y fenómenos oceanográficos como El Niño/La Niña (Basurto, 2008; Camacho-Mondragón, 2009) sobre la reproducción de las hachas. También se han realizado evaluaciones de su crecimiento y supervivencia bajo condiciones de cultivo comercial (Góngora-Gómez *et al.*, 2015, 2016).

Después de la detección del tunicado *D. stylifera*, se han realizado estudios de su impacto sobre la abundancia y talla de las hachas, y de cómo afecta esto en la economía de esta pesquería (Ramírez Luna, 2018a, b). Sin embargo, a pesar del potencial efecto adverso que tienen los poliquetos sobre este importante recurso, a la fecha no existen estudios que identifiquen las especies que utilizan como sustrato a las hachas. Por esta razón, el propósito de este estudio es documentar la diversidad y densidad de poliquetos asociados a las hachas de la familia Pinnidae, en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, y conocer si esta taxocenosis de poliquetos está influenciada o no por la presencia del tunicado *D. stylifera*.

Hipótesis

La taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas del recurso hacha en la laguna Ensenada de La Paz, diferirá espacialmente y se verá afectada por la presencia del tunicado *Distaplia stylifera*.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la variación espacial de la taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas del recurso hacha al interior de la laguna Ensenada de La Paz, así como la posible afectación por la presencia de *Distaplia stylifera*.

Objetivos específicos

Identificar al nivel taxonómico más detallado posible los poliquetos asociados a las valvas del recurso hacha.

Determinar las diferencias de la taxocenosis de poliquetos entre las zonas donde se ubican los bancos de hacha dentro de la laguna Ensenada de La Paz.

Evaluar si la taxocenosis de poliquetos varía en presencia/ausencia de *Distaplia stylifera*.

Metodología

Esta propuesta está enmarcada dentro del Proyecto Transdisciplinario 2042 IPN-SIP “Evaluación ecológica de los callos de hacha (*Atrina maura*, *Atrina tuberculosa* y *Pinna rugosa*) en la Ensenada de La Paz, México, llevado a cabo en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN).

Área de estudio

La laguna Ensenada de La Paz (24.10 – 24.181, 110.316 – 110.433) es una laguna costera, antiestuarina y somera, ubicada en la porción sureste de la bahía de la Paz, en la costa Este del Golfo de California (Fig. 1) (Nava Sánchez & Cruz-Orozco, 1989; Cervantes-Duarte *et al.*, 2001; Siqueiros-Beltrones, 2008; Camacho-Mondragón, 2009). En la zona se presenta un clima seco o desértico con un régimen de lluvias en verano y ciclones tropicales que son

comunes entre julio y noviembre. Las precipitaciones anuales son relativamente bajas, con aproximadamente 100 mm (Romero López, 2004; Choumiline *et al.*, 2009). Se distinguen tres épocas del año: época I (de marzo a junio) que corresponde al periodo seco y las épocas II (de julio a octubre) y III (de noviembre a febrero) corresponden al periodo lluvioso (Romero López, 2004; Suárez Altamirano, 2005; Siqueiros-Beltrones, 2008). La laguna tiene una longitud aproximada de 12 km, 5 km de ancho y 8 m de profundidad respecto al nivel medio del mar, su área superficial es de aproximadamente 45 km², con un régimen de mareas de tipo semidiurno mixto (Obeso Nieblas *et al.*, 1993; Cervantes-Duarte *et al.*, 2001). Internamente, la laguna está atravesada por dos canales paralelos de hasta 10 m de profundidad, 4 Km de longitud y 0.6 Km de ancho, que forman la boca y la dividen en dos zonas distintas: zona norte y zona sur (Morales & Cabrera-Muro, 1982; Obeso Nieblas *et al.*, 1993; Sánchez Martínez, 1997). Los sedimentos del fondo y orilla de la laguna están compuestos por arena y lodo, principalmente de origen aluvial (García Domínguez, 1991; Cervantes-Duarte *et al.*, 2001).

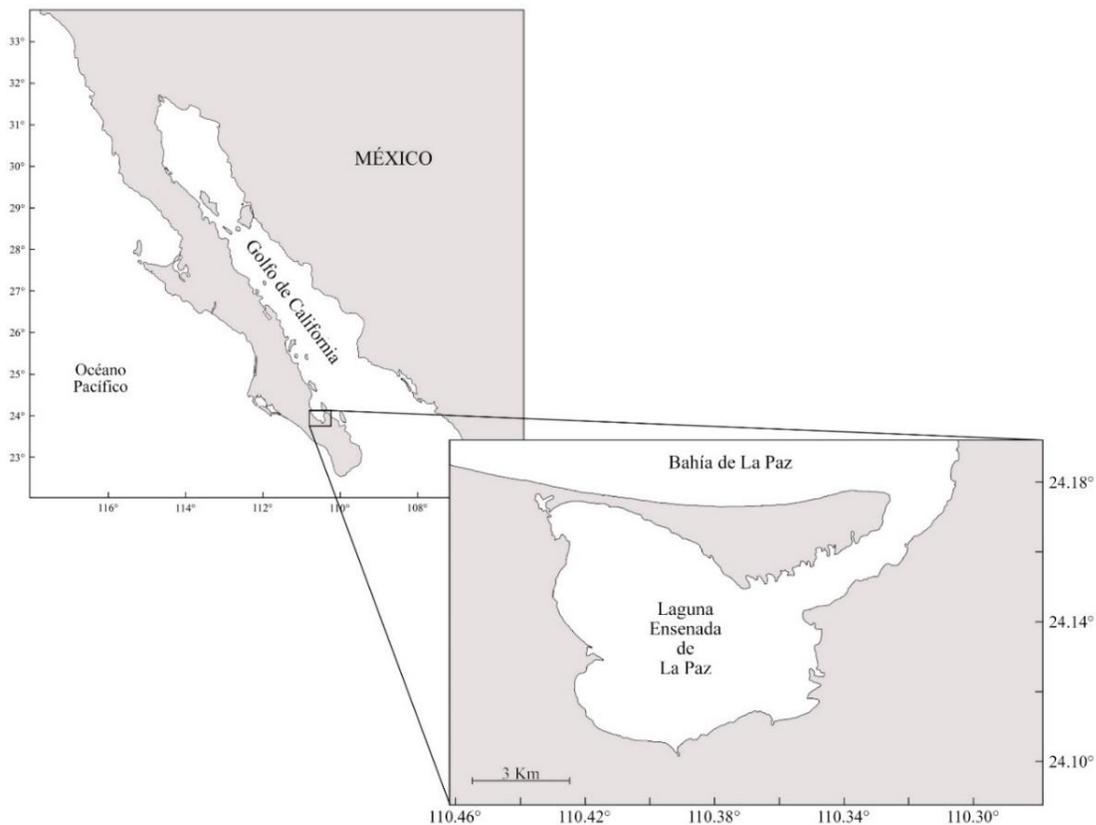


Figura 1. Ubicación de la laguna Ensenada de La Paz, Baja California Sur México.

Alrededor de la laguna se presentan áreas de manglares, algunos de ellos ubicados en el margen sur de El Mogote, que separa a la laguna de la bahía de La Paz (Cervantes-Duarte *et al.*, 1991; Obeso Nieblas *et al.*, 1993; Romero López, 2004; Ramírez Luna, 2018a). El Mogote es una barrera arenosa formada por la acumulación de sedimentos acarreados por transporte litoral que en su parte más amplia (con aproximadamente 2.7 Km) tiene entradas de agua que forman pantanos o lagunas de baja energía (Cervantes-Duarte, 1982; Nava-Sánchez & Cruz-Orozco, 1989). Los sedimentos de El Mogote junto con las dunas presentes en la porción más estrecha de la barrera, presentan diferente composición (principalmente arenas medias con limos y arcillas y fragmentos de conchas) y son aportados a la laguna por transporte eólico y erosión (generada por oleaje o corrientes de marea); por lo que las concentraciones más altas de estos sedimentos (limos, arcillas y fragmentos de conchas) se dan alrededor de la barrera y disminuyen hacia el centro de la laguna (Jiménez-Quiroz, 1991; Nava-Sánchez & Cruz-Orozco, 1989; Romero López, 2004; Choumiline *et al.*, 2009). En la laguna también se dan procesos de sedimentación generados por la influencia de arroyos que por medio de escorrentías episódicas le aportan material terrígeno, sólidos y materiales disueltos (Nava Sánchez & Cruz-Orozco, 1989; Sánchez Martínez, 1997; Choumiline *et al.*, 2009). Algunos de los aportes generados por estos arroyos están compuestos por roca erosionada, perteneciente a tres subprovincias geológicas adyacentes a la bahía de La Paz (Sierra La Gigante, Llano Purísima-Iray y Región del Cabo) que presentan diferente composición: fragmentos sedimentarios, volcánicos e intrusivos (Choumiline *et al.*, 2009). Otro aporte importante de materia orgánica particulada hacia la laguna es generado por el manglar El Conchalito. Este manglar se localiza en la porción oriental de la laguna, adyacente al CICIMAR-IPN y cuenta con un área total de 39.3 ha. (Suárez Altamirano, 2005).

Método de campo

Las zonas que los canales de marea forman al interior de la laguna fueron denominadas, para este estudio, como zona 1 (al norte de la laguna) y zona 2 (al sur de la laguna); en cada una de las zonas se establecieron puntos aleatorios para la recolecta de las hachas (Fig. 2). Los bancos de hachas que se encuentran al interior de la laguna están concesionados a la Sociedad Anónima Promotora de Inversión “Achamar”. En la zona 1

están ubicados los bancos denominados por la cooperativa de pescadores como: Mogote (MG, 24.150 – 110.358) y Punta Mogote (PMG, 24.145 – 110.379) y en la zona 2, los bancos Malvinas (Mal, 24.139 – 110.371) y Punta Palo (Palo, 24.142 – 110.359).

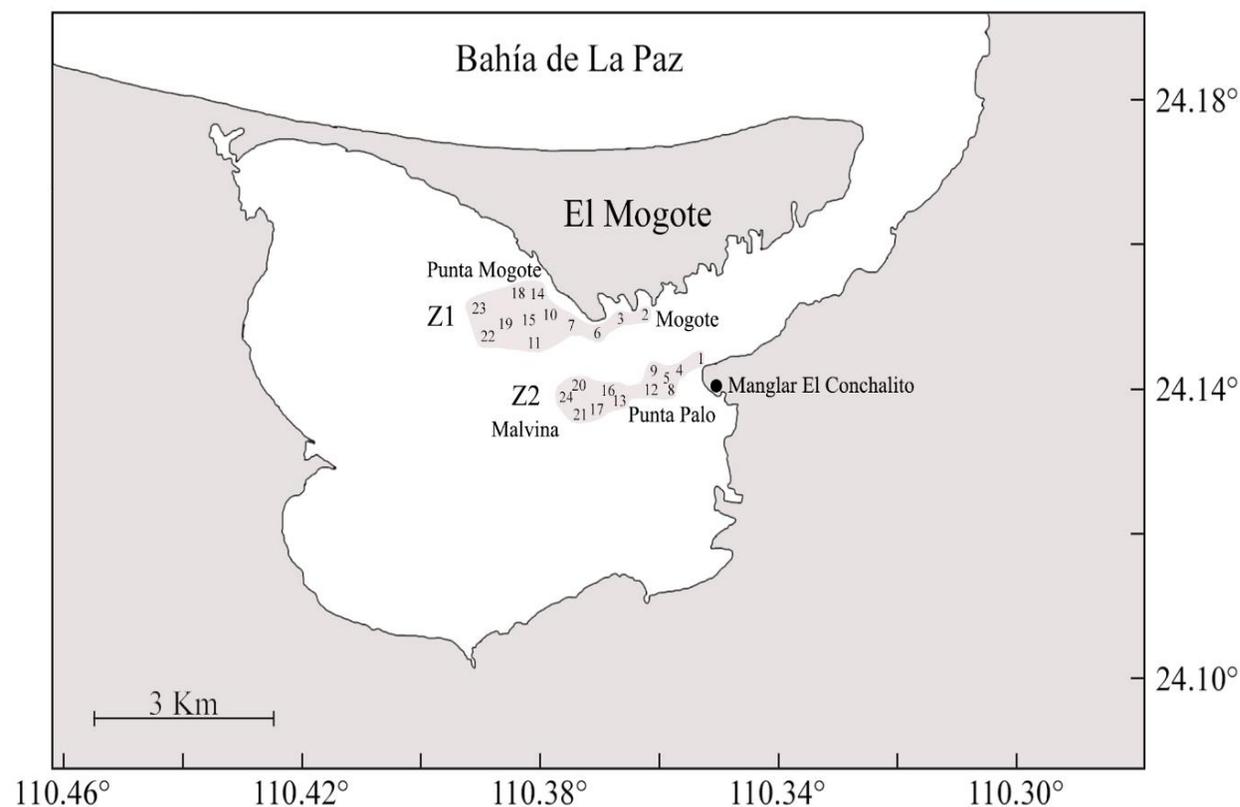


Figura 2. Ubicación de las zonas de muestreo y posición de las hachas recolectadas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Las áreas resaltadas dentro de la laguna corresponden a las zonas de muestreo establecidas para este estudio.

Entre el 24 de septiembre y el 31 de octubre de 2019 se realizaron dos muestreos semanales durante seis semanas. En cada muestreo se extrajeron dos hachas (una con y una sin *D. stylifera*) hasta obtener un total de 12 hachas para cada zona. Las hachas fueron recolectadas por un pescador autorizado, quien realizó su recolecta por medio de buceo autónomo. Bajo el agua, el pescador introdujo cada hacha en una bolsa plástica, la cual fue cuidadosamente cerrada con el molusco dentro, con el objetivo de minimizar la pérdida de la biota asociada. Seguidamente, las hachas fueron etiquetadas con información de la zona y presencia/ausencia de *D. stylifera*, para ser trasladadas al Laboratorio de Docencia 2 del

CICIMAR-IPN para su posterior tratamiento. Los epibiontes de las hachas fueron retirados con ayuda de instrumentos metálicos (espátulas, pinzas). De estos, los poliquetos fueron separados e identificados al nivel taxonómico más detallado posible siguiendo claves taxonómicas “Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical (de León-González *et al.*, 2009)” así como diversa literatura especializada (Pleijel, 1991; de León-González & Castañeda, 2006; Ruíz-Cancino *et al.*, 2011; Salazar-Vallejo, 2018). Además, se contó con el asesoramiento del Dr. Jesús Ángel de León-González, experto en el área de taxonomía de poliquetos. Finalmente, se hicieron conteos de las especies de poliquetos identificadas para conocer su abundancia en cada una de las hachas.

Análisis de datos

Con el objetivo de evaluar si el esfuerzo de muestreo proporcionó un inventario confiable de la riqueza de poliquetos asociados a las valvas de las hachas se realizó una curva de acumulación de especies con un modelo aleatorio utilizando la función “specaccum” del paquete “vegan” (Jari-Oksanen *et al.*, 2019) implementado en el programa de licencia libre R, versión 4.0.2 (2020-06-22) (R Core Team, 2020). Adicionalmente, se utilizó el método de la ecuación de Clench para corroborar la fiabilidad del inventario obtenido y conocer la proporción de la fauna registrada (ecuaciones 1 y 2, respectivamente). Este procedimiento se realizó siguiendo el ejemplo de Jiménez-Valverde & Hortal, 2003.

Ecuación 1:

$$S_n = a * n / (1 + b * n)$$

Ecuación 2:

$$\text{Proporción de la fauna registrada} = (S_{obs} / (a/b)) * 100$$

Donde:

S_n es el número medio de especies calculado para los valores de n

Sobs es el número de especies promedio acumuladas

a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario

n es el total de especies observadas

b es un parámetro relacionado con la forma de la curva.

Para evaluar la taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas de las hachas se tuvieron en cuenta como factores explicativos las zonas (2 niveles) y la presencia del tunicado *D. stylifera* (2 niveles). Los niveles de las zonas corresponden a la Zona 1 y Zona 2, denominadas de ahora en adelante Z1 y Z2 respectivamente; los niveles del tunicado *D. stylifera* corresponden a la presencia y ausencia del tunicado, denominados de ahora en adelante CD (con *Distaplia*) y SD (sin *Distaplia*). Para los análisis de abundancia y riqueza, con el objetivo de reducir el error experimental y la variabilidad de los factores evaluados, se utilizó además la semana de muestreo como un bloque, el cual contó con 6 niveles (6 semanas correspondientes al periodo de muestreo).

La riqueza y abundancia total de la taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas de las hachas fueron evaluadas con un análisis de devianza bajo un diseño factorial en bloques bajo un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con una Distribución Binomial Negativa (debido a la sobredispersión de los datos) utilizando la función “glm.nb” con los paquetes “car”, “MASS” y “pscl” (Fox & Weisberg, 2019; Venables & Ripley, 2002; Jackman, 2020). Aquellos factores que mostraron diferencias estadísticamente significativas se analizaron con pruebas de comparación múltiple de Fisher con la corrección de Bonferroni utilizando la función “lsmeans” del paquete “emmeans” (Lenth, 2020).

La composición de la comunidad de poliquetos fue evaluada mediante un análisis permutacional multivariado de la varianza (PERMANOVA) con 10000 permutaciones, utilizando la función “adonis” del paquete “vegan” (Jari-Oksanen *et al.*, 2019) y considerando los factores explicativos mencionados previamente. Para los factores que mostraron diferencias estadísticamente significativas se realizó un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) utilizando la función “simper” del paquete “vegan” (Jari-Oksanen *et al.*, 2019). Para observar la distribución espacial y el agrupamiento de las muestras, se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) y conglomerados,

respectivamente. Para el nMDS se utilizó la función “ordihull” del paquete vegan (Jari-Oksanen *et al.*, 2019); para el conglomerado, se utilizaron las funciones “vegdist” del paquete “vegan” (Jari-Oksanen *et al.*, 2019), “hclust” del paquete “stats” (R Core Team, 2020) y “fviz_dend” del paquete “factoextra” (Kassambara & Mundt, 2020). Todos los análisis fueron realizados con un nivel de significancia $\alpha=0.05$ y ejecutados con el programa de licencia libre R, versión 4.0.2 (2020-06-22) (RStudio Team, 2018).

Resultados

Los resultados de este estudio corresponden a las condiciones presentes en la laguna de La Paz durante la época de lluvias del año 2019. Se encontraron en total 1754 gusanos poliquetos de los cuales el 72.4% correspondieron a la Z2 y el 27.6% a la Z1. El 89.8% de los gusanos fueron encontrados en presencia del tunicado *D. stylifera* y el 10.2% en ausencia de este. Una descripción más detallada de estas proporciones puede ser observada en la tabla 1. Los poliquetos identificados correspondieron a 28 especies pertenecientes a 28 géneros, 18 familias y 4 órdenes. De las 18 familias observadas, cinco de ellas (Cirratulidae, Dorvilleidae, Eunicidae, Lumbrineridae y Sabellidae) son reportadas con especies perforadoras, sin embargo, de las especies identificadas en este estudio, ninguna pertenece a la categoría de las perforadoras. La especie más abundante fue *Pseudobranchiomma schizogenica* (914 individuos) de la familia Sabellidae, seguida por *Syllis gracilis* (189 individuos) de la familia Syllidae. En la Z1, *S. gracilis* fue la especie más común (116 individuos), seguida por *P. schizogenica* (65 individuos). En la Z2, la especie más común fue *P. schizogenica* (849 individuos), seguida por *S. gracilis* (73 individuos). Respecto al factor presencia/ausencia de *D. stylifera*, la especie más común en hachas CD fue *P. schizogenica* (857 individuos), seguida por *S. gracilis* (183 individuos); en hachas SD, la especie más común fue *P. schizogenica* (57 individuos), seguida por individuos de la familia Maldanidae (22 individuos) no identificados. En la tabla 2 se muestran las abundancias correspondientes a cada una de las especies identificadas y en la tabla 3 se muestran las especies (con su abundancia) que fueron encontradas bajo sólo una de las interacciones de los factores evaluados. No se encontraron especies exclusivas para alguna de las zonas evaluadas,

mientras que las especies *Lumbrineris annulata*, *Platynereis* sp. y *Eumida longicornuta* fueron exclusivas en hachas con la presencia de *D. stylifera*.

Tabla 1. Abundancia total de poliquetos y su respectiva proporción respecto a: A) Zona de muestreo, B) Presencia/Ausencia (CD/SD) de *D. stylifera* y, C) Interacción de los factores evaluados.

| Factor | Abundancia | Proporción (%) |
|---------------|-------------------|-----------------------|
| A | | |
| Z1 | 484 | 27.59 |
| Z2 | 1270 | 72.41 |
| B | | |
| CD | 1575 | 89.79 |
| SD | 179 | 10.21 |
| C | | |
| Z1CD | 415 | 23.66 |
| Z1SD | 69 | 3.94 |
| Z2CD | 1160 | 66.13 |
| Z2SD | 110 | 6.27 |

Tabla 2. Listado y abundancia de las especies de poliquetos asociados a las hachas en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin el tunicado *D. stylifera* (CD, SD) en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

| Familia/Especie | Abundancia | | | |
|------------------------|-------------------|-----------|-----------|-----------|
| | Z1 | | Z2 | |
| | CD | SD | CD | SD |
| Capitellidae | 10 | 6 | 12 | 0 |
| Chrysopetalidae | | | | |
| <i>Bhawania</i> sp. 1 | 2 | 4 | 4 | 1 |

| | | | | |
|---------------------------------------|-----|----|-----|----|
| Cirratulidae | | | | |
| <i>Chaetozone corona</i> | 3 | 2 | 40 | 0 |
| <i>Timarete luxuriosa</i> | 11 | 6 | 22 | 2 |
| Dorvilleidae | | | | |
| <i>Schistomeringos annulata</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Eunicidae | | | | |
| <i>Eunice chikasi</i> | 6 | 0 | 0 | 0 |
| Hesionidae | | | | |
| <i>Hesione cf. panamena</i> | 4 | 0 | 7 | 0 |
| Lumbrineridae | | | | |
| <i>Lumbrineris annulata</i> | 4 | 0 | 2 | 0 |
| Maldanidae | 9 | 22 | 0 | 0 |
| Nereididae | | | | |
| <i>Ceratonereis singularis</i> | 6 | 0 | 18 | 3 |
| <i>Neanthes acuminata</i> | 4 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Nereis oligohalina</i> | 6 | 5 | 5 | 5 |
| <i>Platynereis sp.</i> | 2 | 0 | 3 | 0 |
| Oeonidae | | | | |
| <i>Arabella iricolor</i> | 0 | 3 | 0 | 2 |
| Onuphidae | | | | |
| <i>Kinbergonuphis sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Phyllodocidae | | | | |
| <i>Eumida longicornuta</i> | 4 | 0 | 7 | 0 |
| <i>Nereiphylla castanea</i> | 41 | 0 | 56 | 3 |
| Polynoidae | | | | |
| <i>Lepidonotus squamatus</i> | 9 | 1 | 6 | 2 |
| <i>Branchiomma bairdi</i> | 12 | 1 | 21 | 4 |
| Sabellidae | | | | |
| <i>Parasabella pallida</i> | 4 | 0 | 9 | 2 |
| <i>Pseudobranchiomma schizogenica</i> | 65 | 0 | 792 | 57 |
| Serpulidae | | | | |
| <i>Hydroides crucigera</i> | 5 | 0 | 4 | 5 |
| <i>Branchiosyllis riojai</i> | 49 | 0 | 36 | 3 |
| Syllidae | | | | |
| <i>Syllis gracilis</i> | 113 | 3 | 70 | 3 |
| <i>Trypanosyllis taeniaformis</i> | 0 | 0 | 3 | 1 |
| Terebellidae | | | | |
| <i>Eupolymnia cf. heterobranchia</i> | 0 | 0 | 3 | 0 |
| <i>Loimia ingens</i> | 22 | 10 | 22 | 6 |
| <i>Streblosoma crassibranchia</i> | 24 | 6 | 17 | 10 |

| | | | | |
|----------------------|-------------|-----------|-------------|------------|
| Total | 415 | 69 | 1160 | 110 |
| Total general | 1754 | | | |

Tabla 3. Especies de poliquetos y sus respectivas abundancias exclusivas para: A) solo una interacción de los factores evaluados, B) presencia del tunicado *D. stylifera*.

| Familia | Especie | Condición | Abundancia |
|----------------|---|------------------|-------------------|
| A | | | |
| Eunicidae | <i>Eunice chikasi</i> | Z1CD | 6 |
| Nereididae | <i>Neanthes acuminata</i> | Z1CD | 4 |
| Dorvilleidae | <i>Schistomeringos annulata</i> | Z2CD | 1 |
| Onuphidae | <i>Kinbergonuphis</i> sp. | Z2SD | 1 |
| Terebellidae | <i>Eupolymnia</i> cf. <i>heterobranchia</i> | Z2CD | 3 |
| B | | | |
| Lumbrineridae | <i>Lumbrineris annulata</i> | CD | 6 |
| Nereididae | <i>Platynereis</i> sp. | CD | 5 |
| Phyllodocidae | <i>Eumida longicornuta</i> | CD | 11 |

En la curva de acumulación de especies generada con los datos de abundancia e identidad de cada una de las especies (Fig. 3) se observó que aproximadamente a partir de 15 hachas se empieza a alcanzar una asíntota, es decir, a partir de este número de hachas el inventario que se obtiene de la taxocenosis de poliquetos asociados a este sustrato es confiable. Adicionalmente, al evaluar la calidad del inventario a partir de la ecuación del Clench, la pendiente de la curva tuvo un valor de 0.085 y una precisión del 91%. En la ecuación de Clench, la estimación de la riqueza se hace estable a partir de proporciones superiores al 70% y es ideal que la pendiente de la curva sea <0.1 (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003), por lo que los valores obtenidos indican que el inventario de especies fue representativo de la taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas de las hachas de la laguna.

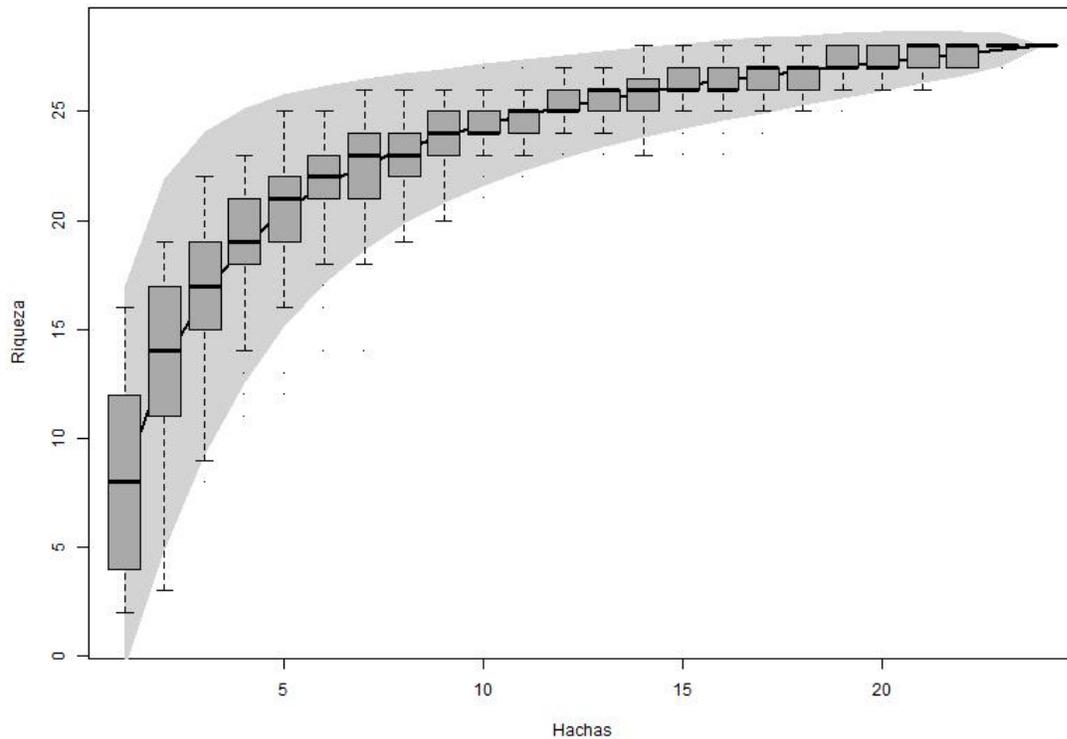


Figura 3. Curva de acumulación de las especies de poliquetos asociados a las valvas de las hachas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Para cada una de las hachas se presenta un boxplot donde se muestran la media y el rango de variación de especies obtenidas según la cantidad de unidades experimentales (hachas) muestreadas.

El análisis estadístico de devianza (Tabla 4a), mostró que la abundancia total fue afectada significativamente por el factor principal *D. stylifera* ($p = 0.003$) y que el bloque semana presentó un efecto sobre la abundancia ($p = 5.14E-10$). Por su parte, la riqueza total solo fue afectada significativamente por el factor principal *D. stylifera* ($p = 1.05E-10$) y el bloque semana en este caso no tuvo ningún efecto. Aunque el factor principal Zona no tuvo un efecto significativo sobre la abundancia y riqueza, estas fueron más altas en la Z2 (Tabla 1). En cuanto a las pruebas de comparación múltiple para el factor *D. stylifera* respecto a la abundancia (Fig. 4a), se encontraron diferencias estadísticamente significativas para los contrastes CD-SD en ambas zonas ($p < .0001$) (Tabla 4b). Igualmente, para el caso de la riqueza, los resultados de la prueba de comparación múltiple para el factor principal *D.*

stylifera (Fig. 4b) mostraron diferencias estadísticamente significativas en los contrastes CD-SD para ambas zonas (Z1, $p = 0.001$; Z2, $p < .0001$) (Tabla 4b).

Tabla 4. A) Análisis de devianza y B) prueba de comparación múltiple de Fisher con corrección de Bonferroni, para la abundancia y riqueza totales de los gusanos poliquetos asociados al sustrato hacha en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin presencia del tunicado *D. stylifera*, durante un periodo de muestreo de 6 semanas en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Las probabilidades estadísticamente significativas se resaltan en gris.

| Factor | Valor-p | |
|----------------------------------|------------|----------|
| | Abundancia | Riqueza |
| A | | |
| Zona | 0.137 | 0.201 |
| <i>Distaplia stylifera</i> | 1.05E-10 | 5.14E-10 |
| Semana | 0.003 | 0.137 |
| Zona: <i>Distaplia stylifera</i> | 0.200 | 0.42 |
| B | | |
| Z1:CD-SD | <.0001 | 0.001 |
| Z2:CD-SD | <.0001 | <.0001 |

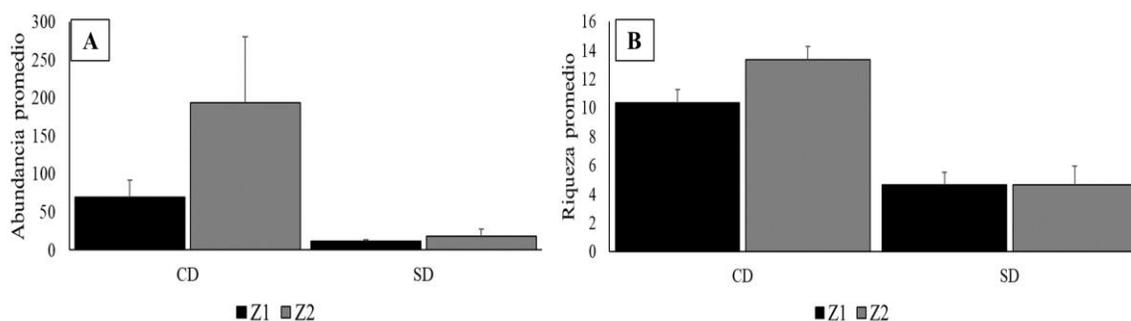


Figura 4. Abundancia total (A) y riqueza total (B) de la taxocenosis de poliquetos asociados

al sustrato hacha recolectados en dos zonas (Z1 y Z2) en presencia y ausencia (CD y SD) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

En cuanto a la composición de especies, el PERMANOVA mostró que sólo el factor *D. stylifera* presentó diferencias estadísticamente significativas ($p = 9.99E-05$), como ocurrió en el análisis de devianza, mientras que la Zona ($p > 0.05$) y la interacción de los factores Zona:*Distaplia* ($p > 0.05$), no difirieron significativamente (Tabla 5). Sin embargo, como se puede visualizar en el nMDS (Fig. 5) los grupos que se forman no son fácilmente distinguibles (Stress=0.19). Lo anterior es soportado por el análisis de agrupamiento (Fig. 6), donde se puede observar, en el arreglo de los grupos, que algunas muestras CD y SD se organizan dentro de un mismo grupo, es decir, presentan mayor similitud que con las de una misma categoría. En adición, el SIMPER evidenció que el 80% de las diferencias dadas entre la presencia y ausencia de *D. stylifera* fueron generadas por 9 especies, de las cuales 4 fueron las que presentaron diferencias estadísticamente significativas: la especie *S. gracilis* contribuyó con un 10% a la diferenciación, *Nereiphylla castanea* con un 9%, *Branchiosyllis riojai* con un 6% y *Branchiomma bairdi* con un 3% (Fig. 7). Finalmente, en la figura 8 se puede observar que los individuos en presencia del tunicado *D. stylifera* presentaron mayor diversidad a nivel de especie, género y familia. Sin embargo, a niveles superiores como orden, la riqueza fue igual para ambos sustratos (CD y SD).

Tabla 5. Análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) de la composición de especies de poliquetos asociados al recurso hacha en dos zonas (Z1 y Z2) con y sin presencia del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. Las probabilidades estadísticamente significativas se resaltan en gris.

| Factor | Valor P |
|------------------------|----------|
| Zona | 0.1291 |
| <i>Distaplia</i> | 9.99E-05 |
| Zona: <i>Distaplia</i> | 0.771 |

*Permutaciones=10000

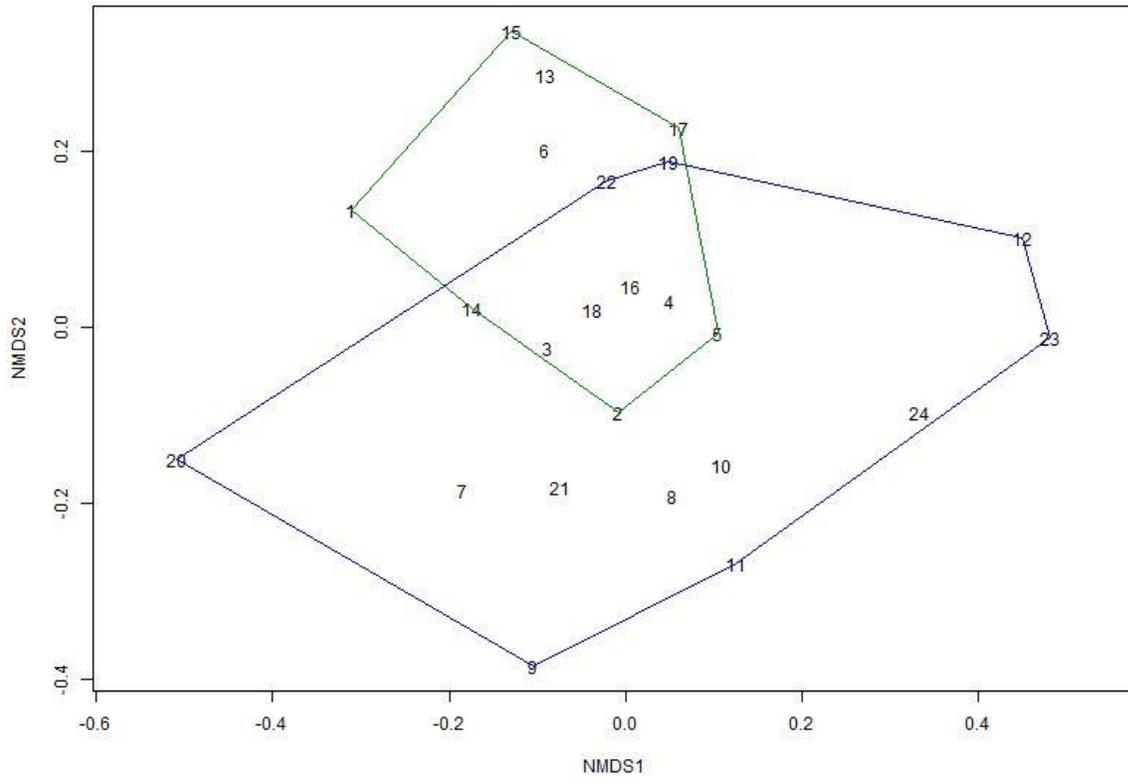


Figura 5. Diagrama de Escalamiento Multidimensional No Métrico (nMDS) donde se muestra el ordenamiento espacial de las hachas según la abundancia de poliquetos asociados respecto a la presencia (polígono verde) y ausencia (polígono azul) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. (Stress = 0.19).

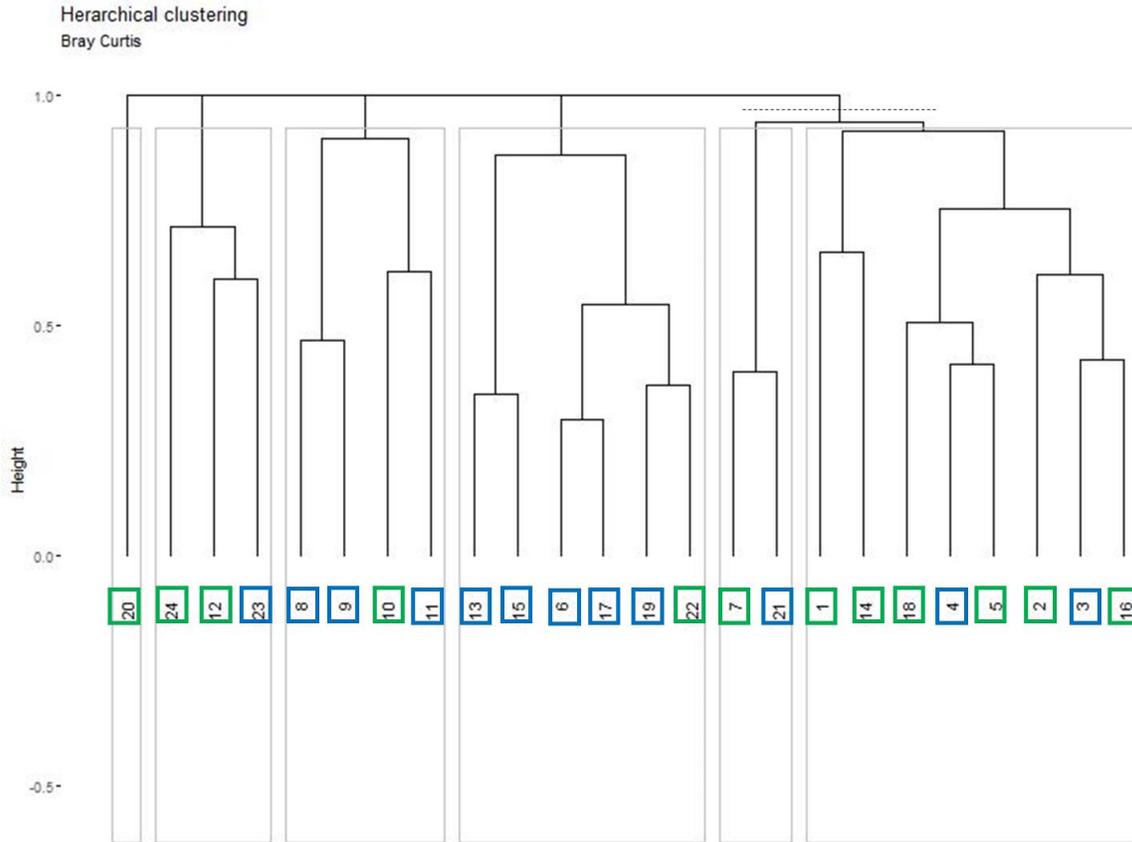


Figura 6. Agrupamiento jerárquico de las hachas según la abundancia de poliquetos asociados respecto a la presencia (cuadros verdes) y ausencia (cuadros azules) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

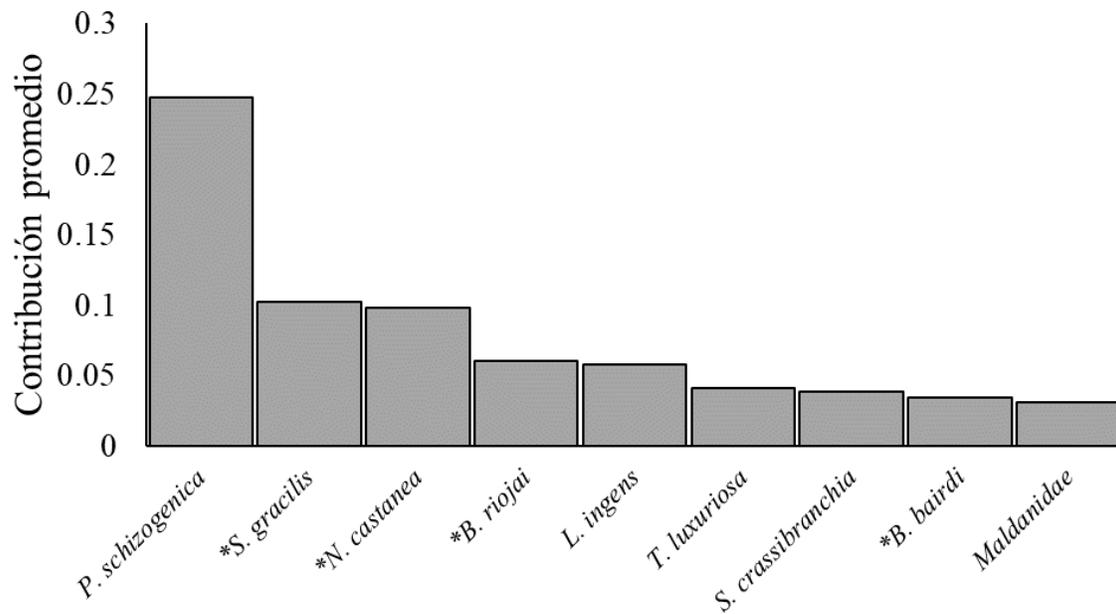


Figura 7. Porcentaje de contribución promedio de las diferentes especies a la disimilitud (índice de Bray-Curtis) en la composición de poliquetos asociados al sustrato hacha respecto a la presencia y ausencia del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México. * Especies que contribuyeron significativamente a las diferencias.

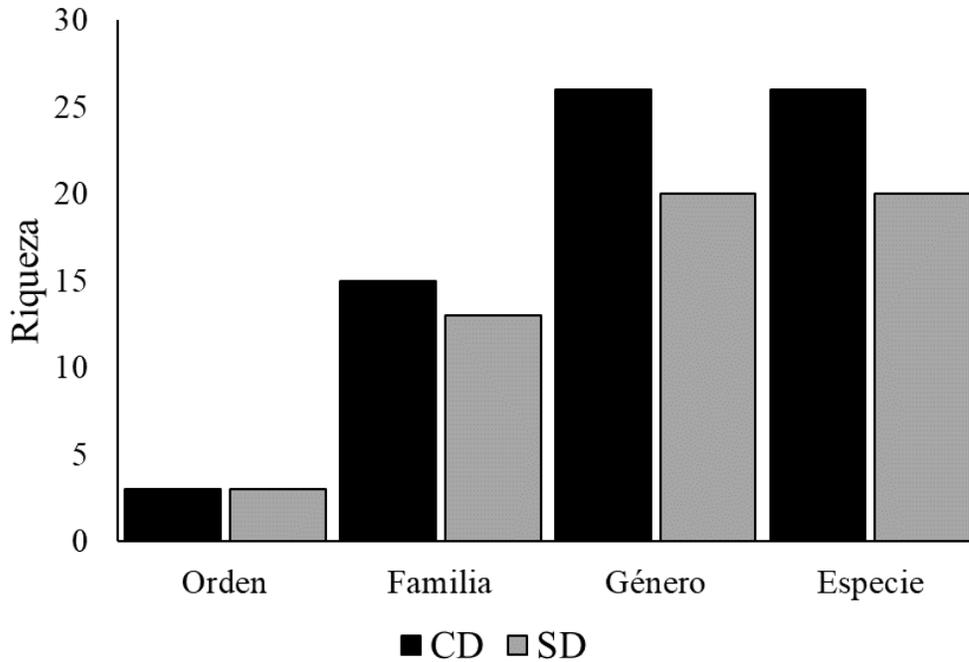


Figura 8. Riqueza asociada a las diferentes jerarquías taxonómicas a las que pertenecen las especies de poliquetos asociados al sustrato hacha en presencia y ausencia (CD y SD) del tunicado *D. stylifera* en la laguna Ensenada de La Paz, BCS, México.

Discusión

La presencia de relativas altas densidades de poliquetos sobre las conchas de las hachas soporta la idea de que estos moluscos representan sustratos adecuados para su asentamiento. Lo anterior, está relacionado con el hecho de que algunos sustratos biológicos constituyen un refugio para organismos de cuerpos blandos como los poliquetos (Hernández *et al.*, 2001). Específicamente, son las larvas de poliquetos las que tienden a asentarse en depresiones u oquedades, dado que su pequeño tamaño hace que puedan ser fácilmente movidas y arrancadas del sustrato por las corrientes de agua antes de terminar su proceso de metamorfosis (Hutchings, 2008; Tovar-Hernández *et al.*, 2018). Aunque un 31% de las familias de poliquetos contienen representantes que son simbioses de otros invertebrados, estas familias comprenden especies de tamaños muy pequeños que habitan en cavidades, madrigueras o grietas que les permiten vivir ocultos (Martin & Britayev, 2004); este hábito ha generado que el estado actual respecto al conocimiento de la diversidad y ecología de estas

especies sea escaso, a pesar de su alta abundancia y riqueza (Martin & Britayev, 2004; Díaz-Díaz *et al.*, 2017).

Los esfuerzos para la identificación de poliquetos implican la generación y aplicación de conocimiento de su morfología, la cual brinda una idea de la relación y el rol que tienen en el sustrato en el que habitan (Blake, 1994; Hutchings, 1986, 2011). A los poliquetos se les ha considerado como colonizadores tempranos de sustratos disponibles y que preparan el sustrato para la llegada de otros organismos, facilitando el desarrollo de comunidades de criptofauna (Hutchings *et al.*, 1992), contribuyendo así a que la comunidad de epibiontes sea más diversa. Se ha reportado que muchas de las familias de poliquetos asociadas a las conchas de moluscos de cultivo suelen ser de altas abundancias debido a que el ambiente que favorece el crecimiento de los moluscos (*e. g.*, consumen el mismo alimento suministrado a los moluscos) es ideal para promover el crecimiento de las poblaciones de estos gusanos (Kuris & Culver, 1999; Radashevsky & Olivares, 2005). Como consecuencia, las altas abundancias de poliquetos sobre las conchas de moluscos generan un mayor gasto energético para estos, ya sea por competencia, defensa o por impedir la adecuada ejecución de algunas actividades metabólicas en el hospedero y por ende su desarrollo (Perera *et al.*, 1990). En respuesta a los posibles efectos causados por los epibiontes, los moluscos reducen su capacidad de acumulación de reservas nutricionales y retardan el crecimiento de su concha, lo cual incluso podría ocasionar su muerte (Díaz-Díaz *et al.*, 2017; González-Ortiz *et al.*, 2017).

Entre las familias de poliquetos observadas en este estudio se encuentran familias mencionadas en la literatura como asociadas a sustratos duros, principalmente a conchas de moluscos, como por ejemplo las familias Syllidae, Phyllodoceidae, Cirratulidae, Eunicidae y Sabellidae. De estas, las tres últimas corresponden a familias reportadas además como perforadoras (Hutchings *et al.*, 1992; Blake, 1994; Capa *et al.*, 2001). Sin embargo, en el presente estudio no se observaron perforaciones sobre las conchas de las hachas recolectadas, lo cual puede deberse a que, aunque algunas familias son reportadas como perforadoras de sustratos calcáreos, no todas las especies pertenecientes a dichas familias corresponden a verdaderos perforadores. Además, las conchas de la familia Pinnidae presentan una ultraestructura compuesta por columnas de calcita unidas en una matriz columnar con

espacios de 1µm entre cada lámina (Reich *et al.*, 2019), lo que la convierte en una matriz compacta y posiblemente esto dificulte que los poliquetos puedan llegar a perforarla.

La familia Sabellidae (la más común en este estudio) es una de las familias más numerosas, junto con la familia Syllidae, registradas para México (Tovar-Hernández *et al.*, 2013). A pesar de que esta familia es comúnmente asociada a conchas de moluscos, se ha mencionado que los gusanos de esta familia no dañan ni se alimentan de los tejidos de su hospedero, sino que forman sus tubos sobre éste. Sin embargo, este comportamiento también podría resultar nocivo para los moluscos, ya que estos gusanos promueven en el molusco la actividad de secreción del manto para la formación de sus tubos, generando así mayor gasto energético al molusco (Kuris & Culver, 1999). Además, las especies de esta familia se reproducen durante todo el año, tiene un corto tiempo de generación y desarrollo directo que les permite un rápido crecimiento y altas densidades de sus poblaciones, por lo que pueden potencialmente invadir y bloquear la apertura de los moluscos hospederos (Kuris & Culver, 1999; Tovar-Hernández *et al.*, 2018). A causa de esta elevada abundancia, algunas especies de esta familia (principalmente las exóticas) pueden tener un impacto negativo en las comunidades nativas al competir por espacio y alimento (Tovar-Hernández *et al.*, 2012, 2014).

La especie *P. schizogenica* (familia Sabellidae) presentó la más alta abundancia. Esta especie, reportada por primera vez para el Golfo de California, fue detectada en el 2011 como parte de la fauna bioincrustante de muelles y cascos de embarcaciones en marinas en La Paz, BCS (Tovar-Hernández *et al.*, 2019). Tovar-Hernández & Dean, (2014) la reportan como una especie con grandes densidades (487 ind. m⁻²) que generalmente se encuentra asociada con el poliqueto *B. bairdi*. Sumado a esto, los autores mencionan que *P. schizogenica* presenta un tipo de reproducción por fisión, y que comúnmente fueron observados nuevos individuos en formación. Estos hallazgos coinciden con lo observado en este estudio, donde también se observaron individuos en formación, lo que significa que la especie se encontraba en etapa reproductiva y esto podría explicar su dominancia. Por otro lado, *B. bairdi* es un poliqueto tubícola considerado como especie exótica en el Pacífico mexicano, principalmente en áreas del Golfo de California y Sinaloa, asociado a sitios perturbados y sustratos antrópicos en la Bahía de La Paz (Bastida-Zavala, 1993; Tovar-

Hernández *et al.*, 2012; Tovar-Hernández *et al.*, 2019). *B. bairdi* es una especie originaria del Caribe y se ha considerado como introducida en varios puertos del mundo, donde se ha convertido en plaga (Tovar-Hernández *et al.*, 2018). Aunque *B. bairdi* presenta densidades que exceden los 18000 ind.m⁻² en algunas localidades del Golfo de California, en algunas marinas de La Paz las densidades reportadas no superan los 50 ind.m⁻², donde predominó el sabélido *Pseudobranchiomma* sp. (Tovar-Hernández *et al.*, 2014, 2018). En este estudio, se observó que el 57% de las hachas en las que estuvo presente *P. schizogenica* también se encontró *B. bairdi*, aunque en todos los casos en menor abundancia que *P. schizogenica* y en menores abundancias que las reportadas para el Golfo de California (Tovar-Hernández *et al.*, 2014, 2018).

La segunda familia más abundante fue la familia Syllidae, representada en este estudio por tres especies, de las cuales *S. gracilis* fue la segunda especie con mayor abundancia y ha sido asociada con anterioridad a moluscos de cultivo (Perera *et al.*, 1990). Esta familia ha sido reportada como una de las familias más numerosas y abundantes en el Pacífico mexicano (Góngora-Garza & de León-González, 1993), y es comúnmente asociada a sustratos calcáreos (Giangrande *et al.*, 2005), principalmente las especies *S. gracilis* y *T. taeniaeformis* (Capa *et al.*, 2001), lo que podría explicar las altas abundancias de *S. gracilis* sobre las valvas de las hachas. Por otra parte, las especies *L. annulata*, *Platynereis* sp. y *E. longicornuta*, aunque tuvieron bajas abundancias, fueron exclusivas en presencia de *D. stylifera*, lo cual puede significar que estas especies utilizan como sustrato directamente al tunicado, que, por sus características, puede servir como refugio y protección a los poliquetos mientras terminan su proceso de metamorfosis (Hutchings, 2011; Cardona-Gutiérrez & Londoño-Cruz, 2020). Por lo anterior, podría concluirse que *D. stylifera* está contribuyendo a la colonización de nuevas especies a la zona, ya que estas especies aún no han sido descritas para el Pacífico mexicano (comunicación directa con el Dr. Jesús Ángel de León González¹).

Las diferencias observadas en riqueza y abundancia respecto a los factores evaluados, puede ser debida a que los poliquetos presentan altas tasas de recambio (Hutchings, 1998), por lo que es común encontrar variaciones en su diversidad. Sumado a esto, los patrones de reclutamiento de poliquetos son afectados por factores como la estructura del sedimento, contenido de materia orgánica, la época del año en la que el sustrato

está disponible y la duración de su disponibilidad (Hutchings, 1998; Hutchings *et al.*, 1992). Tales patrones son además determinados por sus historias de vida (Hutchings *et al.*, 1992) y la capacidad de colonización o infestación de la especie (Simon & Sato-Okoshi, 2015). Por lo que la composición de especies de poliquetos puede variar, en un mismo sitio, debido a sus cortos ciclos de vida, pues algunas especies mueren después de reproducirse y pueden no ser reclutadas en ese sitio durante años (Hutchings, 1998). Por ejemplo, los individuos de la familia Sabellidae tienen vida más larga en comparación con el promedio del resto de las especies y exhiben periodos de reproducción extensos, lo que se ve reflejado en su alta abundancia (Hutchings *et al.*, 1992). En contraste, especies de las familias Eunicidae y Cirratulidae tienen periodos de vida más cortos (Hutchings *et al.*, 1992), por lo que en el momento del muestreo las poblaciones de algunas especies pudieron estar en etapa larvaria y por eso no fueron detectados tantos individuos, como también algunas especies pudieron no estar presentes en las hachas recolectadas, reflejándose esto en bajas abundancias y poca riqueza.

Díaz-Díaz *et al.*, (2017) reportan en un estudio de poliquetos asociados a bancos de bivalvos una notoria variación en la composición de especies entre sitios con altos y bajos niveles de contaminación orgánica, y mencionan que las más altas abundancias fueron observadas en zonas cercanas a descargas de aguas residuales. Adicionalmente, los sitios de mayor colonización por poliquetos parecen estar asociados a ambientes ricos en fitoplancton y materia orgánica, pues son fuente de alimento que favorecen su presencia (González-Ortiz *et al.*, 2017). Aunque la abundancia y riqueza de poliquetos no difirió significativamente entre zonas la abundancia de poliquetos fue mayor en Z2, posiblemente debido a la cercanía entre zonas y a que estas zonas presentan algunas condiciones ambientales similares (*e.g.*, temperatura, salinidad, profundidad). Lo anterior también puede deberse a que Z2 es más cercana a la descarga de arroyos intermitentes que le aportan materia orgánica y sólidos disueltos. La Z2 también es cercana al manglar El Conchalito y los árboles de este manglar aportan a la laguna compuestos de carbono a través de la caída de hojas, ramas y material reproductivo (flores y propágulos), generando que la concentración de materia orgánica y materia orgánica particulada sea elevada (Jiménez-Quiroz, 1991), propiciando una mayor abundancia de poliquetos.

Entre las especies observadas por Díaz-Díaz *et al.*, (2017), *S. gracilis* fue más abundante en sitios con baja contaminación orgánica versus sitios de alta contaminación y se ha observado que en general, la familia Syllidae suele presentar baja riqueza y abundancia en zonas contaminadas (Giangrande *et al.*, 2005). Esta especie también presentó mayores abundancias en Z1, donde podría considerarse que la contaminación por materia orgánica es menor por estar más alejada de la descarga de arroyos. Lo anterior también es soportado por la diferencia en abundancias entre zonas que se presentaron para la familia Syllidae en general. Por el contrario, algunas familias como Capitellidae, Cirratulidae y Sabellidae, comprenden especies conocidas como oportunistas, que se caracterizan por proliferar ante el incremento de materia orgánica y son especies que contribuyen a una disminución de la diversidad al incrementar sus poblaciones y hacerse dominantes (Giangrande *et al.*, 2005). Por ejemplo, la familia Cirratulidae es comúnmente asociada a ambientes con alto enriquecimiento orgánico (Díaz-Díaz *et al.*, 2017), lo que coincide con lo observado, pues esta familia presentó mayores abundancias en Z2, que por la cercanía que tiene a descargas de arroyos puede ser considerada como una zona con mayor contaminación orgánica.

Se ha determinado que la distribución de los poliquetos también está asociada al tamaño de las partículas del sedimento (Díaz-Castañeda & Harris, 2004; Giangrande *et al.*, 2005). La laguna Ensenada de La Paz está conformada por cuatro grupos de sedimentos que van desde arenas gruesas hasta limos muy finos (Jiménez-Quiroz, 1991) que podrían influir en los patrones de distribución y abundancia de los poliquetos. Según lo reportado por Green-Ruiz & Larrinaga-Cunningham (1986) y Pérez-Tribouillier *et al.*, (2015) los sedimentos de la Z1 están compuestos principalmente por arenas y los de la Z2 por arenas y arenas fangosas. En la Z2 predominan sedimentos finos que son aportados por los arroyos y en la Z1 predominan sedimentos de origen biogénico (fragmentos de conchas y esqueletos de carbonato de calcio) que presentan concentraciones elevadas a lo largo del Mogote (Pérez-Tribouillier *et al.*, 2015). Estos sedimentos de origen biogénico podrían afectar la presencia de algunos poliquetos, principalmente de aquellos que son filtradores, lo que explica el por qué las abundancias de poliquetos fueron menores en la Z1. Por otro lado, se ha observado que, al interior de la laguna, como resultado del flujo y reflujo de la marea, se generan corrientes y que parte del agua que tiende a salir de la laguna es la misma que vuelve a entrar (Morales & Cabrera-Muro, 1982; Choumiline *et al.*, 2009). Estas corrientes de marea que se

presentan al interior de la laguna podrían remover a larvas e individuos de poliquetos, principalmente a aquellos de vida libre y estos poliquetos podrían ser retornados a la laguna por las mismas corrientes y permanecer suspendidos en el agua mientras encuentran nuevamente un sustrato sobre el cual asentarse. Lo anterior podría explicar el por qué se da una variación temporal en la abundancia mas no en la riqueza de poliquetos, pues al no renovarse totalmente las aguas de la laguna, las especies que se mantienen en el cuerpo de agua tienden a ser las mismas.

El establecimiento de poliquetos simbioses en un sustrato dado está influenciado por la presencia de otros simbioses del mismo hospedero y estos gusanos tienen preferencias por organismos con características que les den protección, entre los cuales se incluyen a organismos que tengan oquedades, raíces, canales, cámaras u ornamentación pronunciada, como también aquellos con defensas químicas y/o físicas (Martin & Britayev, 2004). Por ejemplo, Munguia, (2006) en un estudio de las comunidades asociadas a las conchas de *Atrina maura* en St. Joe Bay, Florida, encontró que los poliquetos fueron raros en su primer tiempo de muestreo, pero más adelante, debido al establecimiento de poliquetos tubícolas que sirvieron de asentamiento y protección, las comunidades de poliquetos fueron más comunes. Lo anterior soporta y explica el por qué se encontró una mayor diversidad asociada a los sustratos con presencia de *D. stylifera*, pues esta especie incrementa la heterogeneidad y el área de asentamiento.

Sumado a lo anterior, las diferencias generadas por la presencia del tunicado *D. stylifera*, pueden ser explicadas desde diversos puntos de vista. Primero, las características morfológicas que presenta el tunicado probablemente le proveen a los poliquetos protección y estabilidad. Segundo, se han reportado poliquetos que utilizan como sustrato a algunas especies de tunicados (Martin & Britayev, 2004; Tovar-Hernández *et al.*, 2012), por lo que algunas de las especies observadas podrían ser simbioses del tunicado y su presencia en las hachas es un efecto indirecto. Por ejemplo, la especie *B. bairdi*, asociada a la presencia de *P. schizogenica*, se ha reportado en coexistencia con una ascidia invasora en las costas del Pacífico mexicano (Tovar-Hernández *et al.*, 2012, 2018). Tercero, aunque algunas especies de poliquetos se asocian a hospederos cercanamente emparentados, son más comunes las especies que se asocian a un amplio rango de hospederos, como por ejemplo especies de las

familias Hesionidae, Polynoidae y Syllidae (Martin & Britayev, 2004), las cuales fueron observadas en este estudio. Una de estas familias (Syllidae) fue la segunda familia más común en el presente estudio, por lo que las especies de poliquetos identificadas en este estudio podrían usar como sustrato a ambos taxones, es decir, tanto con las hachas como al tunicado *D. stylifera*. Finalmente, Martin & Britayev, (2004) mencionan que los hospederos pueden ser considerados principalmente refugios. Por esta razón, los poliquetos están normalmente ubicados en los sitios más protegidos, y como se mencionó anteriormente, *D. stylifera* presenta características morfológicas que sirven de protección a estos gusanos, por lo que su presencia aumenta las probabilidades de asentamiento de poliquetos.

En teoría, se puede esperar que la distribución de los hospederos influya en la distribución de los poliquetos simbioses (Martin & Britayev, 2004). Lo anterior es soportado por el hecho de que la presencia de *D. stylifera* generó una variabilidad significativa en la abundancia de poliquetos entre las zonas, es decir, los sustratos CD de la Z2 tuvieron mayor cantidad de individuos que los sustratos CD de la Z1. La Z2 presenta una mayor influencia de arroyos que acarrear materia orgánica (Choumiline *et al.*, 2009), lo cual podría estar beneficiando la comunidad de poliquetos y, por ende, contribuyendo a las diferencias observadas. Sumado a esto, los poliquetos juveniles y adultos presentan preferencias diferenciales, lo que ha generado variaciones en su distribución y alteraciones en su localización durante su ciclo de vida, junto con la influencia de competencia de adultos conoespecíficos que dificulta su accesibilidad al sustrato y estos se ven obligados a desplazarse (Martin & Britayev, 2004). Además, gran parte de las especies de poliquetos identificadas son filtradoras, y la Z1, por presentar principalmente sedimentos de origen biogénico, como se mencionó anteriormente, podría ser una zona poco favorable para su presencia.

Sin embargo, los grupos que se forman entre sustratos CD y SD no son fácilmente distinguibles, lo que corrobora el hecho de que, a pesar de que la presencia de *D. stylifera* está generando diferencias en la diversidad de poliquetos, la cercanía entre las zonas que se forman dentro del cuerpo lagunar permite que el pool de larvas de poliquetos sea compartido y esto genera que la diversidad de organismos que habitan en los sustratos de sus zonas no difiera notablemente. Por ejemplo, Munguia & Miller, (2008) mencionan que las conchas de moluscos de la familia Pinnidae funcionan como comunidades discretas y que sus

comunidades asociadas no están sometidas a un sistema cerrado, es decir, pueden dispersarse a otros sustratos o a otras conchas cercanas. Esto soporta la idea de que la cercanía entre zonas permite un desplazamiento tanto de larvas como de adultos que no tengan protección (e.g., tubos) o buen agarre al sustrato, por lo que algunas especies podrían estar moviendo entre zonas en busca de sustratos disponibles o de condiciones más favorables para su asentamiento. A pesar de que las especies de poliquetos tienen diferentes tasas de dispersión y de capacidad competitiva (Munguia & Miller, 2008) y que las especies encontradas en este estudio hayan diferido significativamente en el contraste CD-SD, fueron pocas las especies que generaron estas diferencias y el aporte de cada especie fue bajo. Sumado a esto, más del 80% de las especies encontradas fueron compartidas en ambas zonas de estudio, lo que podría explicar el por qué no presentaron diferencias significativas en su abundancia respecto a la zona. Munguia (2006), menciona que son pocas las especies asociadas a las conchas de moluscos de la familia Pinnidae que se pueden encontrar en los hábitats que rodean a las conchas y que estas especies compartidas entre el molusco y los sustratos que lo rodean ocurren a bajas densidades. Es decir, podría tratarse de especies de la zona pero que anteriormente no utilizaban a las hachas como sustrato. Otra explicación para esta variación es que *D. stylifera*, por aumentar el área superficial y presentar una morfología irregular que le provee protección a los poliquetos, les permite su asentamiento sobre las valvas de las hachas. Finalmente, puede tratarse de especies de poliquetos que estén asociadas directamente a *D. stylifera* como sustrato no a las hachas.

Conclusiones

Sobre las valvas de las hachas se encontraron 28 especies de poliquetos correspondientes a 18 familias. Entre las especies identificadas ninguna corresponde a la categoría de especies perforadoras.

Las especies de poliquetos asociadas a las valvas de las hachas están presentes en las dos zonas de estudio, aunque presentan diferencias marcadas en su abundancia respecto a las zonas. La abundancia de las especies encontradas fue mayor en la Z2 debido a que es una zona que presenta mayor contenido de materia orgánica por la influencia de arroyos.

La presencia de altas abundancias de poliquetos representa una amenaza potencial para estos moluscos, dado que estos gusanos podrían generar bioperturbaciones y competir con los moluscos por alimento.

La no diferencia en la taxocenosis de poliquetos entre zonas se debe a que las zonas dentro de la laguna presentan algunas condiciones ambientales similares (*e.g.*, temperatura); así mismo, la cercanía de las zonas permite el desplazamiento de las especies en busca de nuevos sustratos.

La taxocenosis y distribución de poliquetos epibiontes de las hachas es afectada por la presencia de otros organismos asociados al sustrato.

La presencia de *D. stylifera*, al proveer mayor protección y área de asentamiento, afecta la taxocenosis de poliquetos asociados a las valvas de las hachas en la laguna Ensenada de La Paz.

Tres de las especies identificadas se observaron sólo en presencia de *D. stylifera*, lo que significa que el tunicado está propiciando nuevos hábitats para especies locales o que estas son especies asociadas directamente al tunicado y no a las valvas de las hachas.

Referencias

- Aguilar, F. (1964), Contribución Al Estudio Histológico de Las Gónadas de *Atrina maura* Sowerby, (Mollusca: Pinnidae), Instituto Politécnico Nacional. Tesis de Maestría. 27 pp.
- Ahumada-Sempoal, M. A., Serrano-Guzmán, S.J. & Ruiz-García, N. 2002. Abundancia, estructura poblacional y crecimiento de *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) en una laguna costera tropical del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Tropical*. 50(3-4): 1091-1100.
- Alvarado, J. J., Grassian, B., Cantera-Kintz, J. R., Carballo, J. L. & Londoño-Cruz, E. 2017. Coral reefs of the eastern tropical Pacific. En Glynn, W., Manzello, P. & Enochs, C. (Ed.). *Trophodynamics of Eastern Pacific Coral Reefs*. pp. 291-314.

- Angel-Pérez, C. 2000. Ciclo Reproductivo de *Atrina maura* (Sowerby 1835) (Bivalvia: Pinnidae) en el Sistema Lagunar Corralero-Alotengo, Oaxaca, México., Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. 56 pp.
- Angel-Pérez, C., Serrano-Guzmán, S. J. & Ahumada-Sempoal, M. A. 2007. Ciclo reproductivo del molusco *Atrina maura* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. *Revista de Biología Tropical*. 55(3-4): 839-852.
- Arizpe-Covarrubias, O. & Félix, R. 1986. Crecimiento de *Pinna rugosa* (Sowerby, 1835) en la Bahía de La Paz. *Anales Del Instituto de Ciencias Del Mar y Limnoleogicas*. 12: 167-172.
- Bastida-Zavala, J. R. 1993. Taxonomía y composición biogeográfica de los Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Revista de Investigación Científica*. 4(1): 11-39.
- Basurto, X. 2006. Commercial diving and the Callo de Hacha fishery in Seri territory. *Journal of the Southwest*. 48(2): 189-209.
- Basurto, X. 2008. Biological and ecological mechanisms supporting marine self-governance: The Seri Callo de Hacha Fishery in Mexico. *Ecology and Society*. 13(2): 20.
- Blake, J. A. 1969. Systematics and Ecology of Shell-Boring Polychaetes from New England. *American Zoologist*. 9: 813-820.
- Blake, J. A. 1994. Introduction to the Polychaeta. En Blake, James A. & Hilbig, B. (Eds.), Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel, pp. 39-101.
- Boscolo, R. & Giovanardi, O. 2002. *Polydora ciliata* shell infestation in Tapes philippinarum Manila clam held out of the substrate in the Adriatic sea, Italy. *Journal of Invertebrate Pathology*. 79(3): 197-198.
- Camacho-Mondragón, M. 2009. Efecto de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” en la reproducción del Hacha China *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) en La Ensenada de La Paz, B.C.S, México, CICIMAR, IPN. Tesis de Maestría. 100 pp.

- Capa, M., San Martín, G. & López, E. 2001. Syllinae (Syllidae: Polychaeta) del Parque Nacional de Coiba, Panamá. *Revista de Biología Tropical*. 49(1): 103–115.
- Cardona-Gutiérrez, M. F. & Londoño-Cruz, E. 2020. Boring worms (Sipuncula and Annelida: Polychaeta): their early impact on Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 641: 101–110.
- Cervantes-Duarte, R. 1982. Distribución de Nutrientes En La Ensenada de La Paz, B. C. S., durante el periodo Primavera-Verano de 1981, CICIMAR-IPN. Tesis de Doctorado. 121 pp.
- Cervantes-Duarte, R., García, S. A. & Godínez, R. G. 1991. Variación estacional de temperatura, salinidad y nutrientes en la ensenada de La Paz, BCS. *Revista de Investigación Científica*. 2(2): 56-65.
- Cervantes-Duarte, R., Aguirre Bahena, F., Reyes Salinas, A. & Valdez Holguín, J. E. 2001. Caracterización Hidrológica de una laguna costera de Baja California Sur, México. *Oceanides*. 16(2): 93–105.
- Choumiline, K., Orta, L., Nikolaeva, N., Derkachev, A. & Shumilin, E. 2009. Evaluation of contribution sources for the sediments of the La Paz Lagoon, based on statistical treatment of the mineralogy of their heavy fraction and surrounding rock and drainage basin characteristics. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 61(1): 97–109.
- Cole, L. & Lambert, G. 2009. Tunicata (Urochordata) of the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota*. 1: 1209–1216.
- Day, J. H. 1973. New polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Technical Report NMFS CIRC-375. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.62852>.
- de León-González, J. A. & Castañeda, V. D. 2006. Eunicidae (Annelida: Polychaeta) associated with *Phragmathopoma caudata* Morch, 1863 and some coral reefs from Veracruz, Gulf of Mexico. *Scientia Marina*. 70(S3): 91-99.
- de León-González, J. A., Bastida-Zavala, J. R., Carrera-Parra, L. F., García-Garza, M. E., Peña-Rivera, A., Salazar-Vallejo, S. I. & Solís-Weiss, V. 2009. Poliquetos (Annelida:

Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México., Monterrey, México.

- Delgado-Blas, V. H. 2008. *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean región. *Journal of Natural History*. 42(1–2): 1–19.
- Díaz-Castañeda, V. & Harris, L. H. 2004. Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahía Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep-Sea Research Part II*. 51: 827–847.
- Díaz-Castañeda, V., de León-González, J. A. & Arellano, E. S. 2005. Structure and Composition of the Polychaete Community from Bahía San Quintín, Pacific Coast of Baja California, Mexico. *Bulletin Southern California Academy of Sciences*. 104(2): 75–99.
- Díaz-Díaz, O., Bone, D., Rodríguez, C. T. & Delgado-Blas, V. H. 2017. Poliquetos de Sudamérica. *Volumen Especial Del Boletín Del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. (Ed.) Díaz-Díaz, O., Bone, D., Rodríguez, C.T. & Delgado-Blas, V. H. Cumaná, Venezuela. 159 pp.
- Diez, M. E., Radashevsky, V. I., Orensanz, J. M. & Cremonese, F. 2011. Spionid polychaetes (Annelida: Spionidae) boring into shells of molluscs of commercial interest in northern Patagonia, Argentina. *Italian Journal of Zoology*. 78(4): 497–504.
- Escamilla-Montes, R., Diarte-Plata, G., Luna-González, A., Fierro-Colorado, J. A., Esparza-Leal, H. M., Granados-Alcantar, S. & Ruíz-Verdugo, C. A. 2017. Ecology, fishery and aquaculture in Gulf of California, Mexico: Pen Shell *Atrina maura* (Sowerby, 1835). *Organismal and Molecular Malacology*. 1: 13.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County*. Science Series, 198 pp.
- Félix Pico, E. F., Serviere Zaragoza, E., Riosmena Rodríguez, R. & León de la Luz, J. L. 2011. Los Manglares de La Península de Baja California. Félix Pico, F., Serviere Zaragoza, E., Rodríguez, R. & León de La Luz, J. L. (Eds.) Disponible en:

https://www.researchgate.net/publication/273765764_Manglares_de_la_Peninsula_de_Baja_California#page=262.

Fox, F. & Weisberg, S. 2019. An {R} Companion to Applied Regression. Third Edition. Thousand Oaks CA. Disponible en: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

García Domínguez, F. A. 1991. Distribución, Abundancia, Reproducción y Fauna Asociada de La Almeja Roñosa, *Chione californiensis*, en la Ensenada de La Paz, BCS, México, CICIMAR, IPN. Tesis de Doctorado 75 pp.

Giangrande, A., Licciano, M. & Musco, L. 2005. Polychaetes as environmental indicators revisited. *Marine Pollution Bulletin*. 50(11): 1153–1162.

Gómez Valdez, M. G. 2019. Características de la biología reproductiva de dos especies de callos de hacha de importancia comercial en Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur: *Atrina maura* y *Pinna rugosa*, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/jcp.25622>.

Góngora-Garza, G. & de León-González, J. A. 1993. Dos nuevos sílidos (Polychaeta: Syllidae) y nuevos registros para México. Con una clave a las especies de sílidos del Pacífico Mexicano. *Cahiers de Biologie Marine*. 34(1): 17–28.

Góngora-Gómez, A. M., García-Ulloa, M., Domínguez-Orozco, A. L. & Hernández-Sepúlveda, J. A. 2011. Crecimiento del callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) cultivado a diferentes densidades. *Avances en Investigación Agropecuaria*. 15(2): 79–94.

Góngora-Gómez, A. M., Hernández-Sepúlveda, J. A., Domínguez-Orozco, A. L., Villanueva-Fonseca, B. P. & García-Ulloa, M. 2015. Crecimiento, supervivencia y condición del callo de hacha *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) en el estero La Piedra, Sinaloa, México. *Avances En Investigación Agropecuaria*. 19(3): 73–86.

Góngora-Gómez, A. M., García-Ulloa, M., Hernández-Sepúlveda, J. A., Domínguez-Orozco, A. L. & Sainz-Hernández, J. C. 2016. Crecimiento y supervivencia del callo de hacha

- Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) cultivado en la costa sureste del Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 51(3): 665–673.
- González-Ortiz, L., Hernández-Alcántara, P., Vázquez-Juárez, R., Quiroz-Guzmán, E., García-Garza, M. E. & de León-González, J. A. 2017. Variación espacial y temporal de la infestación de la concha por *Polydora* sp. (Spionidae: Polychaeta) sobre la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología*. 88(4): 845–852.
- Green-Ruiz, C. R. & Larrinaga-Cunningham, H. 1986. Sedimentología y geoquímica de la laguna de La Paz, B.C.S, México. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Tesis de Licenciatura. 47 pp.
- Hernández-Alcántara, P., Frontana-Uribe, S. & Solís- Weiss, V. 2003. Commented checklist of the Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 102(1): 1.
- Hernández, C. E., Muñoz, G. & Rozbaczylo, N. 2001. Poliquetos asociados con *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782) (Crustacea: Cirripedia) en Península Gualpén, Chile central: Biodiversidad y efecto del tamaño del sustrato biológico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 36(1): 99–108.
- Hutchings, P. A. 1986. Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs*. 4(4): 239–252.
- Hutchings, P. A., Kiene, W.E., Cunningham, R.B. & Donnelly, C. 1992. Spatial and temporal patterns of non-colonial boring organisms (polychaetes, sipunculans and bivalve molluscs) in *Porites* at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 11(1992): 23–31.
- Hutchings, P. A. 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation*. 7(9): 1133–1145.

- Hutchings, P. A. 2008. Role of polychaetes in bioerosion of coral substrates. *Current Developments in Bioerosion*. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77598-0>.
- Hutchings, P. A. 2011. Bioerosion. En Hopley, D. (Ed.). *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*, pp. 139–156.
- Jackman, S. 2020. Pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory. United States Centre, University of Sidney. R package version 1.5.5. Sydney, New South Wales, Australia., Disponible en: <https://github.com/atahk/pscl/>.
- Jari-Oksanen, F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D. & Minchin, P. 2019. Vegan: Community Ecology Package. R Package version 2.5-6. Disponible en: <https://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Jiménez-Quiroz, M. 1991. Contribución al conocimiento de los productores primarios de La Ensenada de La Paz. Análisis de la comunidad de Manglar, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Tesis de Maestría. 240 pp.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151–161.
- Kassambara, A. & Mundt, F. 2020. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package versión 1.0.7. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kuris, A. M. & Culver, C. S. 1999. An Introduced Sabellid Polychaete pest infesting cultured Abalones and its potential spread to other California Gastropods. *Invertebrate Biology*. 118(4): 391–403.
- Lenth, R. 2020. Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.5.2-1. Disponible en: <https://cran.r-project.org/package=emmeans>.
- Maeda-Martínez, A. N. 2008. Estado actual del cultivo de bivalvos en México. En Lovatelli, A., Farías, A. & Uriarte, I. (Eds.). *Estado actual del cultivo y manejo de moluscos*

- bivalvos y su proyección futura. Factores que afectan su sustentabilidad futura en América Latina. pp. 91–100.
- Martin, D. & Britayev, T. A. 2004. Symbiotic polychaetes: review of known species. En Ansell, A. D., Gibson, R. N. & Barnes, M. (Eds.). *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*. 36: 217–340.
- Monniot, C. & Monniot, F. 1984. Ascidies littorales de Guadeloupe VII. Espèces nouvelles et complémentaires á l’inventaire. *Bulletin du Muséum National d’Histoire Naturelle*. 6(3).
- Morales, E. R. & Cabrera-Muro, H.R. 1982. Aplicación de un modelo numérico unidimensional a la Ensenada De La Paz, B.C.S. *Ciencias Marinas*. 8(2): 69–89.
- Moreno, R. A., Neill, P. E. & Rozbaczylo, N. 2006. Native and non-indigenous boring polychaetes in Chile: A threat to native and commercial mollusc species. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79(2): 263–278.
- Munguia, P. 2006. Diversity Patterns in Pen Shell (*Atrina rigida*) Communities, Florida State University. A Dissertation submitted to the Department of Biological Science in partial fulfillment of the requirements for the Degree of Doctor of Philosophy. 122 pp.
- Munguia, P. & Miller, T. 2008. Habitat destruction and metacommunity size in pen shell communities. *Journal of Animal Ecology*. 77: 1175–1182.
- Nava-Sánchez, E. H. & Cruz-Orozco, R. 1989. Origen y Evolución geomorfológica de la laguna de La Paz, Baja California Sur, México. *Investigaciones Marinas CICIMAR*. 4(1): 49–58.
- Obeso Nieblas, M., Jiménez, R. & Troyo, S. 1993: Modelación hidrodinámica de la marea en la Ensenada de La Paz, BCS. *Investigaciones Marinas CICIMAR*. 8(1): 26–34.
- Palacios-Abrantes, J., Herrera-Correal, J., Rodríguez, S., Brunkow, J. & Molina, R. 2018. Evaluating the bio-economic performance of a Callo de hacha (*Atrina maura*, *Atrina tuberculosa* & *Pinna rugosa*) fishery restoration plan in La Paz, Mexico. *PLOS ONE*. 13(12): 1–16.

- Perera, M., Ballesteros, M. & Turon, X. 1990. Estudio de los organismos epibiontes en un cultivo de bivalvos marinos del delta del Ebro. *Cahiers de Biologie Marine*. 31(3): 385–399.
- Pérez-Tribouillier, H., Shumilin, E. & Rodríguez-Figueroa, G. M. 2015. Trace elements in the marine sediments of the La Paz Lagoon, Baja California Peninsula, Mexico: pollution status in 2013. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*. 95(1): 61-66.
- Pleijel, F. 1991. Phylogeny and classification of the Phyllodocidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta*. 20(3): 225-261.
- Radashevsky, V.I. & Olivares, C. 2005. *Polydora uncinata* (Polychaeta: Spionidae) in Chile: an accidental transportation across the Pacific. *Biological Invasions*. 7: 489–496.
- Ramírez Luna, S. 2018a. PNUD México (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). Protocolo de detección temprana y respuesta rápida ante la presencia del tunicado *Distaplia stylifera* en zonas de producción de moluscos de importancia económica de la Ensenada de la Paz. *Ecology*. 342: 99–108.
- Ramírez Luna, S. 2018b. Impactos económicos de la presencia del tunicado en la pesquería de callo de hacha en la Ensenada de La Paz, durante los procesos de repobamiento, 2016-2017 y durante la temporada de pesca 2018. Tercera entrega parcial del proyecto: 00089333-FSP- “Fortalecimiento de capacidades en el manejo de especies exóticas invasoras (EEI) sobre los impactos económicos de la presencia del tunicado en la actividad productiva”. 20 pp.
- Reich, E., Schoeppler, V., Lemanis, R., Lakin, E., Zolotoyabko, E., Zöllner, D. & Zlotnikov, I. 2019. Morphological and textural evolution of the prismatic ultrastructure in mollusc shells: A comparative study of Pinnidae species. *Acta Biomaterialia, Acta Materialia Inc*. 85: 272–281.
- Romero López, B. E. 2004. Flora, Clasificación y Ordenación de la vegetación de la barra arenosa El Mogote, Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Disponible en:

- <http://cibnor.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1001/373>. Tesis de Maestría. 133 pp.
- RStudio Team. 2018. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA, Boston. Disponible en: <http://www.rstudio.com/>.
- Ruíz-Cancino, G., Carrera-Parra, L. F. & Bastida-Zavala, J. R. 2011. Eunícidos (Polychaeta: Eunicidae) del Pacífico Sur de México. *Ciencia y Mar*. 14(40): 27-60.
- Salazar-Vallejo, S. I. 2018. Revision of *Hesione* Savigny in Lamarck, 1818 (Annelida, Errantia, Hesionidae). *Zoosystema*. 40(3): 227-325.
- Sánchez Martínez, M. A. 1997. Interacción de variables hidroquímicas entre la Ensenada de La Paz y la Bahía de La Paz, B.C.S., Mexico. Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar. Tesis de Maestría. 63 pp.
- Sato-Okoshi, W. 2000. Polydorid species (Polychaeta: Spionidae) in Japan, with descriptions of morphology, ecology and burrow structure. 2. Non-boring species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 80(3): 443–456.
- Sato-Okoshi, W. & Okoshi, K. 2000. Structural characteristics of self-excavated burrows by boring polydorid species (Polychaeta, Spionidae). *Bulletin of Marine Science*. 67(1): 235–248.
- Simon, C. A. & Sato-Okoshi, W. 2015. Polydorid polychaetes on farmed molluscs: distribution, spread and factors contributing to their success. *Aquaculture Environment Interactions*. 7: 147–166.
- Siqueiros-Beltrones, D. A. 2008. Role of Pro-Thrombolites in the Geomorphology of a Coastal Lagoon. *Pacific Science*. 62(2): 257–269.
- Soria, E. 1989. Aspectos poblacionales y datos preliminares para la evaluación del callo de hacha *Atrina Maura* (Sowerby, 1835) en la desembocadura del Río Balsas de Lázaro Cárdenas, Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. 27 pp.

- Suárez Altamirano, J. M. 2005. Flujos de material suspendido y disuelto entre el estero “El Conchalito” y la laguna “Ensenada De La Paz”, B.C.S., México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Tesis de Maestría. 119 pp.
- Tovar-Hernández, M. A., Villalobos-Guerrero, T. F., Yáñez-Rivera, B., Aguilar-Camacho, J. M. & Ramírez-Santana, I. D. 2012. Guía de Invertebrados Acuáticos Exóticos En Sinaloa. *Geomare*. A.C., USFWS, INE-SEMARNAT., Mazatlán, México, Disponible en: http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=urp-gtxgF3QC&oi=fnd&pg=PP6&dq=Guía+de+invertebrados+acuáticos+exóticos+en+Sinaloa&ots=iieejO_Ya7&sig=MgPouFwf7YGB44Kfttid6GqFYC4.
- Tovar-Hernández, M. A., Salazar-Silva, P., de León-González, J. A., Carrera-Parra, L.F. & Salazar-Vallejo, S. I. 2013. Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 190–196.
- Tovar-Hernández, M. A. & Dean, H. 2014. A new gregarious sabellid worm from the Gulf of California reproducing by spontaneous fission (Polychaeta, Sabellidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 94(5): 935–946.
- Tovar-Hernández, M. A., Yáñez-Rivera, B., Villalobos-Guerrero, T. F., Aguilar-Camacho, J.M. & Ramírez-Santana, I. D. 2014. Invertebrados marinos exóticos en el Golfo de California. *Especies Invasoras Acuáticas: Casos de Estudio En Ecosistemas de México*. pp. 15–32.
- Tovar-Hernández, M. A., García-Garza, M. E. & de León-González, J. A. 2018. Poliquetos perforadores de conchas marinas y exóticos invasores. En de León-González, J. A., García-Garza, M. E. (Ed.). *Biología y Sociedad*. 109 pp.
- Tovar-Hernández, M. A., Salazar-Silva, P. & de León-González, J. A. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 90(4).
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. Disponible en: <https://doi.org/ISBN-0-387-95457-0>.